Fundamentos de Sistemática Filogenética

Dalton de Souza Amorim

Holos, Editora
Ribeirão Preto
2002

Dalton de Souza Amorim. Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Av. Bandeirantes 3900, 14.040-901 Ribeirão Preto SP. Endereço eletrônico: dsamorim@usp.br

R$ 23,40
08/10/2007
COMPRA
DISTR. SARKIS
1569/2007

© 2002, 2005 Dalton de Souza Amorim

Dados Internacionais de Catalogação da Publicação (CIP)

574 Amorim, Dalton de Souza.
A452f Fundamentos de Sistemática Filogenética / Dalton de Souza Amorim. -- Ribeirão Preto : Holos, 2002.
156p. il. ; 28 cm.

1. Biologia –Classificação. 2. Evolução. 3. Filogenia. I. Título.

ISBN 85-86699-36-5
9 788586 699368 C.D.U.

1ª tiragem (3.000 exemplares) - setembro.2002
2ª tiragem (3.000 exemplares) - março.2005

Proibida a reprodução total ou parcial.
Os infratores serão processados na forma da lei.

Holos, Editora Ltda-ME
Rua Berta Lutz 390
14.057-280 Ribeirão Preto SP
telefax: 016.639.9609
holos@holoseditora.com.br

www.holoseditora.com.br

"A educação deve abrir os olhos e permitir enxergar o Uno na diversidade." (Sathya Sai Baba)

irão
ico:

Sumário

Prefácio 9
Prólogo 11
Agradecimentos 13
Capítulo 1 - Sistemática e Diversidade Biológica 15
Dimensionando a diversidade biológica 15
O escopo de ação da Sistemática entre as ciências 16
Disputa entre sistemas gerais de referência 17
Capítulo 2 - Tempo e Forma: Plesiomorfia e Apomorfia 19
Homologia 19
Séries de transformação: plesiomorfia e apomorfia 21
Caracteres compartilhados: simplesiomorfias e sinapomorfias 24
Polarização de séries de transformação 25
Exercícios 28
Capítulo 3 - Forma e Agrupamentos Taxonômicos: Grupos Monofiléticos e Merofiléticos 30
Exercícios 34
Capítulo 4 - Semelhanças Compartilhadas: Sinapomorfias e Homoplasias, Simplesiomorfias e Reversões 36
Método de reconhecimento de sinapomorfias e homoplasias 37
Capítulo 5 - Protocolos de análise e Matrizes de Informação 45
Escolha do Grupo de Estudo (Grupo interno) 46
Escolha dos Táxons Terminais 46
Orientação de Matrizes 47
Seqüências dos Táxons Terminais nas Matrizes 47
Lista de Caracteres 48
Caracteres Não comparáveis 49
Polarização 50
Variação em Táxons Terminais 50
Otimização 51
Grupos Externos Funcionais 52
Grupos Externos nas Matrizes 53
Estados na Matriz: Caracteres Ordenados/Não Ordenados 53
Caracteres de Estados Múltiplos 55
Natureza dos Dados de Matrizes 55
Capítulo 6 - Informação em Cladogramas 57
Filogenias, cladogramas, árvores filogenéticas 58
Politomias e cladogramas possíveis 62
Afirmações implícitas em cladogramas 64
Consenso 66
Índices 69
Exercícios 73
Capítulo 7 - Construção de Cladogramas 74
Transformação de matrizes de caracteres em cladogramas 74
Otimização 80
Exercícios 85
Capítulo 8 - Noções Básicas sobre Classificações Biológicas 88
O sistema geral de referência sobre a diversidade biológica e o sistema lineano 88
As escolas taxonômicas: ontologias e princípios gerais 92
A escola lineana (ou essencialista ou tipológica) 92
A escola "catalográfica" 92
A Taxonomia Numérica 92
A Sistemática Gradista 93
Os princípios gerais das classificações filogenéticas 95
Capítulo 9 - Classificações Filogenéticas 99
Transformação de cladogramas em classificações 99
Classificações filogenéticas e categorias taxonômicas 99
Subordinação 100

Seqüenciação 102
Fósseis e as classificações filogenéticas 103
Tempo, biogeografia e categorias não-lineanas 105
O sistema de classificação de Papavero, LLorente-Bousquests & Abe (1992a) 109
Capítulo 10 - Ordenação do Conhecimento Biológico 114
Capítulo 11 - Manual de Projetos com Metodologia Filogenética 117
Estudos de séries de transformação de caracteres 117
Estudo de relações filogenéticas 119
Capítulo 12 - Métodos Numérico –Algumas Considerações 123
Critérios em diversas etapas da análise 124
Homologia primária 125
Polarização 127
Elementos cognitivos e elementos computacionais nas análises filogenéticas 127
Etapas cognitivas ("manuais") de análise 128
Pesagem *a posteriori* de caracteres 131
Parcimônia simples e pesagem sucessiva 131
Apomorfias como aquisição ou perda de estruturas 131
Estruturas simples e complexas 132
Ponderação *a posteriori* de caracteres 133
Conclusões 133
Capítulo 13 - Respostas aos Exercícios 135
Capítulo 14 - Glossário 147
Índice Remissivo 151

.. 102
.. 103
.. 105
.. 109
.. 114
. 117
.. 117
.. 119
.. 123
.. 124
.. 125
.. 127
.. 127
.. 128
.. 131
.. 131
.. 131
.. 132
.. 133
.. 133
.. 135
.. 147
.. 151

A todos os meus professores, sempre mestres

Prefácio

Há mais de vinte anos, tive a oportunidade de estudar com certa atenção uma enorme monografia taxonômica escrita por um venerável zoólogo da velha guarda. Era um trabalho de mais de mil páginas que focalizava, em escala continental, toda uma grande família de insetos, e o autor era daqueles especialistas que dominam exemplarmente sua área. Em certo ponto, ele se permitia uma pequena digressão filosófica sobre a natureza do seu trabalho. Quando as espécies possuíam aquelas peculiaridades definitivas que não deixavam margem a dúvidas, seu posicionamento taxonômico estava naturalmente resolvido. Entretanto, sempre apareciam espécies recalcitrantes, desafiadoras, problemáticas. O bom homem tinha a solução: colocava-as onde "pareciam mais felizes."

Dessa perspectiva, o grande problema da sistemática seria a felicidade das espécies. Talvez possamos estender a noção e falar também na felicidade de populações, gêneros, famílias e assim por diante. Resta saber o que isso significa.

As últimas quatro décadas testemunharam um intenso debate acerca dos fundamentos teóricos e metodológicos da sistemática (ou taxonomia), tão intenso como jamais ocorrera antes. A taxonomia tradicional praticamente não se manifestou nessa longa discussão, permanecendo mais ou menos tão recessiva quanto sempre foi. Três outros grupos, porém, pronunciaram-se com vigor, a taxonomia numérica, a taxonomia evolutiva e a sistemática filogenética. Além da taxonomia tradicional, também a numérica e a evolutiva, depois de alcançarem algum prestígio, perderam terreno. Não conseguiram sustentar o debate. A sistemática filogenética, por outro lado, não cessou de crescer vertiginosamente nos últimos vinte e poucos anos. Parece seguro afirmar que, doravante, a sistemática será filogenética.

Os problemas das escolas que se opunham à sistemática filogenética eram de teoria e de método. Quando falo em teoria, refiro-me a uma teoria biológica que explique a natureza da diversidade do mundo vivo, que é o universo próprio da sistemática, e não a uma teoria filosófica como o essencialismo, que só entravou o desenvolvimento da ciência. A evolução é a única teoria científica da diversidade biológica. Quando falo em método, refiro-me a uma metodologia ao mesmo tempo sólida e consistente com a teoria da evolução. Só a sistemática filogenética possui esses requisitos absolutamente indispensáveis para uma sistemática moderna que possa servir a toda a biologia.

A taxonomia tradicional não tem teoria nem método. A taxonomia numérica não tem teoria biológica: tem uma metodologia, mas é puramente um conjunto de métodos matemáticos aplicados aos organismos. A taxonomia evolutiva tem uma teoria muito confusa e imprecisa e nunca foi capaz de desenvolver qualquer metodologia. A sistemática filogenética é a única taxonomia exclusiva e eminentemente biológica que jamais existiu, isto é, a única que tem uma teoria biológica da diversidade e um método compatível com a teoria.

As taxonomias tradicional e evolutiva constituem o que podemos chamar de taxonomia implícita. Jamais dizem como fazem o que fazem. A taxonomia tradicional só comporta um tipo de treinamento, a familiarização sensorial, neural, com os espécimes. Esse conhecimento é indispensável aos taxonomistas de qualquer tendência, mas é insuficiente para a tomada de decisões, para a solução de problemas de relacionamento formulados pela teoria sistemática.. Em vez da interpretação teórica dos caracteres, há preferência por caracteres mais relevantes. A taxonomia evolutiva em pouco ultrapassa a tradicional. O jargão diferente, apesar das boas intenções, freqüentemente não passa de cosmético. Os tradicionais e os evolutivos usam diferentes linguagens, mas são todos, fundamentalmente, impressionistas. Em suma, a taxonomia implícita não sabe onde as espécies se sentem mais felizes e não sabem como chegar lá.

A taxonomia numérica, como a tradicional, prega abertamente a abstinência teórica, como se fosse possível. Insiste obstinadamente em desvincular a taxonomia de toda consideração de ordem evolutiva ou filogenética. Os numéricos e os tradicionais não têm qualquer objeção teórica à teoria da evolução. São simplesmente alérgicos à evolução, não gostam de ser vistos na presença dela em público. Pretendem fundar a taxonomia na simples constatação da similaridade manifesta. Só que a taxonomia numérica, ao contrário da tradicional, tem um método. Os matemáticos construíram um complexo campo de investigação chamado de análise multidimensional (ou multivariada). Uma parte dele é a análise de agrupamento. Uma parte desta, aplicada os organismos, recebeu o nome de taxonomia numérica.. Quer dizer, a taxonomia numérica é a simples transferência para a biologia de um pequeno número de técnicas matemáticas que têm larga aplicação fora da biologia e que serve para ajuntar coisas comparáveis de qualquer tipo, como pedras e borboletas. Em suma, é uma taxonomia sem teoria biológica e com métodos importados. Como conseqüência, a taxonomia numérica sabe como chegar lá, mas não sabe onde. É uma taxonomia metodologicamente explícita, mas teoricamente implícita.

A esta altura, já deveria ter ficado claro para todos que uma sistemática moderna só pode ser filogenética. Essa sistemática tem uma teoria da diversidade e metodologia apropriada. Isto é, sabe onde as espécies se sentem mais felizes e sabe como chegar lá. Teórica e metodologicamente, é uma taxonomia explícita. Todos os trabalho de sistemática filogenética mereceriam um mesmo subtítulo: "cenas de taxonomia explícita." Além disso, são todos recomendados para maiores e menores.

É possível e recomendável treinar sistematas. Os jovens não precisam aprender por imitação ou condicionamento, como chimpanzés amestrados. Eles ainda precisam do conhecimento neural dos espécimes, como todos os taxonomistas, mas podem e devem aprender a teoria e o método. Uma conseqüência notável dessa circunstância relativamente nova é a demolição a que a última geração de filogeneticistas está submetendo o edifício taxonômico tradicional. Se os jovens sistematas às vezes fazem isso com certa arrogância, se freqüentemente trazem nos lábios o sorriso dos oniscientes, podemos

perdoá-los. A verdade é que sabem o que fazem.

Há três décadas, quase não existiam tratados de biologia sistemática.. Hoje, temos dezenas de livros sobre vários aspectos dessa ciência. Este livro de Dalton Amorim pode ser considerado a primeira obra importante de sistemática em língua portuguesa. Com esse juízo, estou passando por cima de dois outros textos ultrapassados. O primeiro é uma tradução de 1962, contemplando um documento pioneiro, mas que não pegara a reviravolta que começaria uma década depois. O segundo é um livro de 1989, que não era tradução, mas que passava ao largo de tudo o que vinha ocorrendo há decênios.

A preocupação de Amorim é claramente á prática da sistemática filogenética. A discussão teórica é sempre tangencial. Amorim quer ensinar-nos como interpretar caracteres, como construir cladogramas, como fazer classificações. Explica convenientemente a metodologia analítica em seus pontos principais e fornece exemplificação suficiente, mas não excessiva.

O nervo da obra é a utilização da análise de parentesco como fundamento das classificações. Após uma apresentação perfunctória da diversidade biológica como problema da sistemática, Amorim expõe os conceitos correlatos de estrutura, homologia e caráter, detendo-se nos tipos de similaridade e na polarização das transformações. Define e exemplifica grupos monofiléticos, merofiléticos, parafiléticos e polifiléticos. Seguidamente, preocupa-se com a descoberta de sinapomorfias e homoplasias, bem como com noções de generalidade, congruência e parcimônia. Dedica-se, então, a uma discussão pormenorizada da natureza e importância das matrizes de caracteres. Depois explica os conceitos de cladograma, árvore e afins, e demora-se longamente na construção de cladogramas, otimização, consenso e índices de consistência e retenção. Isto posto, defende a classificação como sistema geral de referência, analisa sucintamente as escolas taxonômicas e estuda a fundo as classificações filogenéticas. Logo interrompe sua preocupação didática com um bom capítulo sobre alterações de caracteres em nível populacional e assimetrias filogenéticas. Retomando o fio, compara métodos numéricos e manuais de análise. Procura depois descobrir se as hipóteses filogenéticas obedecem ou não a um método hipotético-dedutivo. Traz depois uma inovação importante, um manual de projetos, uma orientação para o estudo de uma ampla gama de problemas biológicos do ponto de vista filogenético.

Temos aqui, enfim, um bom livro didático. O ensino da sistemática entre nós sempre foi incipiente. Poucos cursos de pós-graduação o contemplam com regularidade e quase nenhum de graduação. É indiscutível o papel proeminente que está reservado a este livro de Amorim.

Dizem que o homem se distingue dos outros animais por que compra mais livros do que consegue ler. Para melhorar o diagnóstico, um livro de sistemática filogenética seria imbatível. Mas recomendo ao leitor que leia este.

Nelson Bernardi
24.Outubro.1997

Prólogo

A primeira edição do livro "Elementos Básicos de Sistemática Filogenética", publicada em 1994, com uma tiragem de 1.100 exemplares, pretendia atender disciplinas em os cursos de Pós-Graduação *s.s.* e *s.l.*, além interessados em Sistemática Filogenética independentemente de disciplinas formais. Para a surpresa quase generalizada, a edição esgotou-se em um ano e meio. Talvez mais que isso, a disponibilidade do livro começou a fazer com que algumas escolas implementassem em nível de Graduação disciplinas que, em maior ou menor extensão, incluíam Sistemática Filogenética. A segunda edição, publicada no final de 1997, com 2.000 exemplares, esgotou-se em dois anos e meio e acentuou a tendência no Brasil de se passar para a Graduação o aprendizado dos conceitos e métodos fundamentais de Sistemática Filogenética. A inclusão de questões de Sistemática Filogenética no "Provão" de Biologia de 2000 de certa maneira evidencia essa tendência, ainda que, em minha opinião, ainda seja relativamente prematuro exigir conhecimento filogenético de formandos de todo o País. De qualquer maneira, esse fato acaba por se transformar em uma ruptura importante no papel atribuído à compreensão dos conceitos de Sistemática Filogenética na formação do biólogo.

Essa mudança de perfil acabou por gerar um conflito quanto à estrutura do livro. Delineado inicialmente como um livro de Pós-graduação, ele continha os elementos para uma formação mais completa na área. Contudo, a edição anterior é mais extensa (e relativamente cara) que o desejável para disciplinas de Graduação. Assim, foi decidido que essa nova edição seria uma versão "revista e reduzida", procurando conter apenas a parte fundamental da versão anterior, o que exigiu que o livro renomeado. Foram retirados alguns capítulos –um modelo de evolução biogeográfico de caracteres e da topologia das filogenias, a evolução de genes polimórficos em nível populacional, aspectos epistemológicos, problemas numéricos, a construção de filogenias moleculares e problemas gerais da estrutura da análise– da edição anterior que visavam ampliar, além dos conceitos básicos, o conhecimento na área. Esses capítulos deverão ser publicados, com outros novos, sob um novo título.

Como todo compêndio, este livro não pode ser completo, extenso e rigoroso demais, sob o risco de ser inacessível aos alunos. Do mesmo modo, não poder ser superficial, sob pena de não transmitir um mínimo de conhecimento na área. Assim, é de se esperar que sofra equilibradamente críticas sobre sua superficialidade e sobre sua condição impenetrável. Ambas, em algum grau, devem ser verdadeiras.

Este livro enfoca os elementos básicos da Sistemática Filogenética. Há necessidade de livros nesse campo. Até a metade do século XX, alguns talvez vissem a Sistemática como "uma área maçante da Biologia que se ocupa de mudar continuamente os nomes de grupos de organismos, à medida que gerações de especialistas se sucedem, com o objetivo precípuo de atrapalhar pesquisadores de todas as áreas e importunar alunos de todos os níveis". Mesmo à época, essa seria uma visão caricata e injusta. No entanto, a Sistemática executada pela maior parte dos pesquisadores da área ainda segue uma prática de reunir grupos com base em simples semelhança, em uma época em que se discutem teorias de origem do universo e da estrutura do átomo. Isso não quer dizer que seu trabalho não tem valor; mas apenas que, apesar de serem contribuições importantes, na medida de sua qualidade, a estrutura das classificações propostas revela uma abordagem ingênua do problema.

A partir da metade do século XX, houve uma revolução na Sistemática. Apareceu uma escola que procura transpor para a sistemática a visão de que os organismos constituem *sistemas em contínua modificação*. O primeiro livro com os elementos teóricos dessa abordagem foi publicado em 1950 por Willi Hennig, o entomólogo alemão que desenvolveu a Sistemática Filogenética, escrito em alemão. O misoneísmo, as dificuldades em torno da língua alemã e alguns pontos ainda pouco claros nessa primeira abordagem fizeram com que se passassem ainda 15 anos sem que houvesse uma maior difusão das idéias básicas da Sistemática Filogenética. Em 1966, Hennig publicou o "Phylogenetic Systematics", uma versão bastante mais lapidada das idéias do livro de 1950. Redigido originalmente em alemão, foi traduzido para o inglês, sendo que o mesmo texto foi traduzido para o espanhol e publicado em 1968 ("Elementos de una Sistemática Filogenética"). Com o trabalho de Hennig, passou a ser possível reconstruir criteriosamente a história das relações filogenéticas entre espécies; mais, foi possível escapar da abordagem essencialista.

A partir da metade da década de 60, a Sistemática ganhou uma dimensão tão importante quanto seu próprio desenvolvimento no século XVIII. É evidente que Hennig não lançou a teoria da evolução. Contudo, antes dele, a reconstrução de relações de parentesco entre espécies e grupos de espécies era feito como um método muito pouco elaborado, na verdade mais baseado em reunião por semelhança que por critérios deduzidos do conhecimento sobre o processo evolutivo. Além disso, as classificações dos grupos era erigida à revelia do parco conhecimento filogenético disponível.

O aumento vertiginoso do número de trabalhos e livros enfocando a Sistemática Filogenética nos últimos dez anos, bem como a grande aceitação de sua estrutura teórica por novas gerações de biólogos, indicam o vigor que a teoria tem. Do ponto de vista técnico, ela fornece um método de análise das relações de parentesco, até recentemente não disponível. Do ponto de vista do conhecimento geral, ela fornece os meios para integrar a enorme quantidade de conhecimento descritivo sobre os organismos, gerando uma visão unificada sobre a diversidade biológica. Zoologia e Botânica, sob o enfoque filogenético, ganham um dinamismo que antes dificilmente podia ser percebido. Sob essa abordagem, novos elementos passaram a ser incorporados em discussões sobre evolução e o conhecimento filogenético passou a afetar muitas outras áreas biológicas. O aprendizado da Sistemática Filogenética passou a ser um elemento integrador na formação dos

profissionais das áreas biológicas.

Estudar Sistemática Filogenética pode servir a dois objetivos principais. Um deles é fornecer subsídios para uma compreensão geral da diversidade biológica, da evolução dos táxons e da modificação de caracteres. Nesse sentido, a Sistemática Filogenética é uma matéria que passa a facilitar a compreensão dos estudos em Zoologia, Botânica, Protozoologia (e disciplinas que abordem os procariontes), Fisiologia Comparada, Anatomia Comparada, Embriologia Comparada, Etologia, Biologia Molecular etc. O outro objetivo, mais técnico, é desenvolver a habilidade de propor hipóteses sobre a evolução de caracteres ou sobre as relações de parentesco entre os membros de um grupo. Eventualmente, o emprego dessa metodologia pode ser o tema central de um projeto de pesquisa. Contudo, a compreensão da teoria e da metodologia de análise filogenética em princípio deveria ser dominada por qualquer pesquisador que lide direta ou indiretamente com problemas ligados à comparação entre estruturas biológicas –de moléculas ao comportamento– de grupos diferentes de organismos.

Este livro não é uma fonte completa para o aprendizado de Sistemática Filogenética. A justificação do sistema filogenético foi exposta em detalhe por Hennig (1966) em um texto de leitura relativamente difícil. Posteriormente, foi objeto de uma ampla discussão nas décadas de 60 e 70. No início da década de 80, começaram a surgir os primeiros compêndios em língua inglesa. As implicações do conhecimento filogenético, especialmente para a Biogeografia, foram tratadas em diversos trabalhos nas décadas de 70 e 80. Aspectos ligados aos fundamentos e a detalhes do método de análise têm sido objeto de discussão desde a década de 80. Este livro serve apenas de base para compreender a Sistemática Filogenética, particularmente auxiliando o leitor a adquirir uma visão filogenética do mundo biológico, isto é, a *raciocinar* em termos filogenéticos. Além disso, o livro apresenta a fração principal da bibliografia na área para uma leitura mais pormenorizada. Essa base é suficiente para alguém que não irá tratar profissionalmente de nenhum aspecto da Biologia Comparada, mas deverá ser apenas o primeiro passo para quem tiver que lidar mais diretamente com a interpretação de padrões de diversidade. Assim, o livro é especialmente voltado para as pessoas que não tiveram um contato formal anterior com a Sistemática Filogenética ou que têm apenas um conhecimento difuso de seus conceitos e métodos. Os compêndios existentes na língua inglesa nessa área, com estrutura relativamente diversa deste, são citados ao longo do texto.

Espera-se que uma leitura atenta deste livro permita ao leitor, ao menos superficialmente: (1) enxergar filogeneticamente a diversidade biológica, ou seja, ordenar filogeneticamente seu conhecimento do mundo biológico; (2) ter uma visão sobre o papel da Sistemática entre as Ciências e as diferenças entre suas escolas; (3) acompanhar discussões em textos especializados na área de Sistemática Filogenética; (4) propor hipóteses de evolução de estruturas e de relações entre grupos taxonômicos, ao menos em casos mais simples.

Agradecimentos

Este livro corresponde ao resumo de minha experiência em Sistemática Filogenética, obtida mais de 20 anos de trabalho, com algumas de suas eventuais qualidades e todas as suas limitações. O acúmulo dessa experiência deu-se vagarosamente, apoiada por meus mestres. O Prof. Nelson Papavero foi o primeiro e principal impulsionador da minha formação e um dos grandes incentivadores da preparação deste livro. O Prof. Nelson Bernardi foi outro pilar de minha formação na área. A disposição gratuita de ambos em transmitir o conhecimento que acumularam fez com que eu pudesse economizar anos de estudo repetindo as dificuldades por que eles próprios passaram. A eles agradeço imensamente sua doação.

O moto principal para a publicação deste livro adveio do Prof. Jorge Llorente-Bousquets, da Universidade Nacional Autónoma do México, que vinculou um convite para ministrar curso naquela instituição à preparação de um compêndio. Na verdade, esse impulso mostrou-se indispensável para vencer a inércia que havia algum tempo impedia a execução desse projeto, delineado havia anos. O apoio a viagens ao México que ajudaram na conclusão do livro foi recebido pelo projeto DGAPA-UNAM DO-201592 e pela atuação da CONABIO.

Críticas e sugestões às edições anteriores do livro vieram de inúmeras pessoas, entre elas, Ricardo Macedo Correa e Castro, Hebert Ferrarezi e Sergio Antonio Vanin, a quem sinceramente agradeço. Antônio Carlos "Tim" Marques fez uma leitura extremamente atenta, crítica e minuciosa de todo o texto, anotando inúmeros trechos com imprecisões, erros e sugestões de pequenos desenvolvimentos em trechos que valiam à pena. Discussões sobre as diferenças entre os métodos manuais e numéricos com Hebert Ferrarezzi e Antônio Carlos Marques foram de enorme valia para a revisão de determinados trechos da primeira edição do livro. Uma crítica extremamente pertinente e cuidadosa do Dr. Jorge Crisci, após uma avaliação atenta do conteúdo da primeira edição, resultou em alguns das mudanças mais importantes para esta segunda edição; particularmente, um erro de foco nas críticas feitas ao uso da ferramenta computacional na análise, bem como a sugestão dos novos capítulos relacionados aos métodos numéricos e moleculares.

Finalmente, para a esta nova edição, o Prof. Nelson Bernardi teve papel fundamental. Não apenas ele fez uma revisão completa da linguagem, mas fez também uma revisão implacável de todos os aspectos conceituais. Procurei assimilar a maior parte de suas críticas, mas eventuais equívocos continuam sendo de minha responsabilidade. Erros e deslizes também foram apontados por inúmeros amigos, colegas e alunos, ajudando a melhorar o acabamento do texto da versão anterior.

Os Auxílios à Pesquisa da FAPESP Proc. 90/4843-9 e 93/0954-9, com que foram adquiridos vários elementos de um sistema editor de imagens, mostraram-se indispensáveis para viabilizar a produção do livro, com a preparação das figuras e a edição dos textos. Aos meus alunos também agradeço, que sempre tiveram grande paciência com meu distanciamento da rotina do laboratório durante a preparação das três versões do livro, uma ajuda certamente muito importante, além de participarem da discussão de inúmeros tópicos, ajudando a amadurecer o texto.

A todos, sinceramente agradeço.

Capítulo 1
Sistemática e Diversidade Biológica

"Provavelmente, é de grande significado histórico o fato de o próprio Darwin ter declarado que a possibilidade de ordenar os organismos em um sistema hierárquico só é explicável supondo uma relação filogenética entre eles: 'o simples fato de que as espécies, tanto extintas quanto viventes, podem ser agrupadas em gêneros, famílias, ordens etc. –uma divisão análoga àquela subjacente às variedades' seria de outro modo inexplicável, e parece não ter maior relevância para nós apenas porque é um lugar-comum." (Willi Hennig, 1966, *Phylogenetic Systematics*, p. 20)

É impossível compreender plenamente uma área do conhecimento ou uma teoria sem saber precisamente qual é o problema subjacente que pretende resolver. O problema da Biologia Comparada, de modo geral, e da Sistemática, em particular, é a *diversidade biológica*. Ou seja, as diferenças entre a miríade de grupos de plantas, animais, organismos unicelulares e procariotos.

Uma divisão muito útil pode ser feita da Biologia em duas grandes áreas, denominadas "biologia geral" e "biologia comparada". A biologia geral (às vezes chamada de biologia experimental) trata, em princípio, de *processos* biológicos internos: o processo de digestão de proteínas, o processo de transmissão de impulsos nervosos; o processo de construção de ninhos, o processo de maturação de gametas nas gônadas, o processo de divisão mitótica de células etc. Esse conhecimento de modo geral é descritivo, no sentido que relata da maneira mais precisa possível um determinado processo em um sistema. Essa descrição pode ser extremamente elaborada, inclusive apresentada sob a forma de modelos matemáticos, com predições testáveis. A fisiologia, a bioquímica, a genética celular, a etologia etc. são áreas referidas como pertencentes à biologia geral. Por outro lado, a biologia comparada analisa características de espécies diferentes, procurando claramente as semelhanças e diferenças entre os grupos. A preocupação última da biologia comparada certamente é compreender a origem do padrão de semelhanças e diferenças e a teoria por trás dessa área é a teoria da evolução, com os seus processos ao nível populacional e de espécie (por exemplo, vicariância e extinção). A sistemática, a biogeografia e a embriologia são áreas que integram a biologia comparada. Note-se que a distinção diz respeito muito mais a um projeto particular que a uma área de pesquisa ou ao trabalho de um laboratório. Um fisiologista faz biologia geral quando compreende o mecanismo de transmissão de impulsos em uma sinapse em *Mus musculus*; por outro lado, faz biologia comparada, quando se preocupa em compreender as diferenças entre os padrões de transmissão em ratos e em gambás.

O conhecimento da diversidade biológica parece ser tão antigo quanto o próprio conhecimento humano. Uma exposição da história do conhecimento da diversidade biológica ao longo do desenvolvimento da cultura, especialmente ocidental, está sendo publicada por Nelson Papavero (Papavero & Balsa, 1986; Papavero, 1989, 1991). O *Gênesis*, por exemplo, refere-se à origem das espécies por um processo de criação e relata a atribuição de nomes às espécies de animais. De fato, esse é um dos exemplos mais antigos conhecidos de preocupação formal do homem com a elaboração de nomes para os organismos.

DIMENSIONANDO A DIVERSIDADE BIOLÓGICA

Quando se aborda a questão da diversidade biológica, é necessário ter em mente a existência de dois aspectos distintos, ainda que entrelaçados. Um deles é que *diversidade biológica* implica em um certo número de *grupos diferentes*. Ou seja, na existência de um número de entidades, táxons, que de alguma maneira podem ser distinguidos uns dos outros. O outro aspecto implica em um número de *caracteres diferentes* dessas entidades, ou seja, cada organismo possui muitos caracteres que podem ser iguais ou diferentes aos de outros grupos.

Isto posto, pode-se dimensionar de modo um pouco mais preciso essa diversidade. Para as pessoas que não estão diretamente ligadas à área biológica, é difícil visualizar a extensão da diversidade. O número de espécies de animais, plantas e outros grupos formalmente descritos na literatura é ligeiramente inferior a 2.000.000. Contudo, esse número pode ser extremamente conservador em relação à real diversidade existente. Alguns levantamentos de fauna de matas tropicais estimaram que a diversidade de artrópodes de uma região pode ser de algumas centenas de milhares ou de até um milhão de espécies. Em diferentes áreas do planeta ou mesmo de um continente, as espécies geralmente não são as mesmas, de modo que uma aproximação do número total de espécies poderia ser obtida com um levantamento do número total de áreas de endemismo. É evidente que nem todos os ambientes são tão ricos em número de espécies quanto as matas tropicais. Mesmo assim, deve haver pelo menos uma centena de áreas de endemismo de mata em todo o globo e algumas dezenas de áreas de endemismo de ambientes de vegetação aberta (Amorim & Pires, 1996). Alguns cálculos, contudo, indicam que a diversidade atual representa apenas cerca de 1% da diversidade produzida na história biológica, com milhões de espécies extintas ao longo de alguns bilhões de anos de evolução biológica. Isto eleva o número de espécies existentes das atuais quase dois milhões descritas para um número talvez acima de cem milhões.

De outro lado, está o número de caracteres dessas

espécies. A diversidade de caracteres pode ser mensurada segundo diferentes critérios. Um deles seria acessar diretamente a informação gênica, estimando-se o número de genes nas cadeias de DNA de cada organismo. Esse número é da ordem de 10^3 em bactérias, 10^4 em *Drosophila* e 10^5 genes em organismos mais complexos, como o homem (Futuyma, 1992). Do ponto de vista evolutivo, pouco importa que parte do DNA (os pseudogenes) de muitos organismos seja repetitivo e/ou que não tenha expressão no fenótipo. Esses genes podem apenas conter variação não expressa fenotipicamente em um período, mas ser ativados mais tarde na evolução do grupo. Por outro lado, cada loco gênico pode ter um número relativamente grande de alelos diferentes. De fato, o grau de polimorfismo medido em populações tem-se mostrado cada vez mais alto, à medida que os métodos de análise têm sido refinados. Assim, não seria exagero estimar a diversidade de formas em cerca de 10^9 caracteres individualizáveis para todos os grupos (tomando um número como 10^4 grupos, cada um com espécies em média contendo 10^4 genes, com 10 condições polimórficas para cada loco gênico), mas esse número pode ser extremamente maior.

Todo o conhecimento sobre a diversidade pode ser representado em uma *matriz* em que as linhas correspondam a caracteres e os táxons correspondam a colunas (ou vice-versa). Ou seja, cada ponto da matriz mostraria qual é a condição de um determinado caráter para um determinado táxon. Essa matriz teria, assim, em uma primeira aproximação, algo como $10^8 \times 10^9$ (10^{17} ou 100 quatrilhões) de pontos. Essa é, no mínimo, a *base de dados* de que trata a Biologia Comparada.

O ESCOPO DE AÇÃO DA SISTEMÁTICA ENTRE AS CIÊNCIAS

Se, como vimos acima, o objeto central de trabalho da Sistemática é a diversidade biológica, seus problemas são:

(1) descrever essa diversidade;

(2) encontrar que tipo de ordem existe na diversidade (se existir); e

(3) compreender os processos que são responsáveis pela geração dessa diversidade.

É evidente que não se pode esperar que a Sistemática esteja nem mesmo próxima de cumprir completamente qualquer dos aspectos dessa meta. O conhecimento descritivo já acumulado sobre a diversidade biológica está contido em um número imenso de páginas da literatura especializada dos últimos dois séculos e meio. Contudo, mais que apenas descrever a diversidade, a Sistemática expressa a ordem encontrada em um sistema de nomes, as *classificações biológicas*. Essa é, na verdade, uma quarta função da Sistemática, qual seja, a de

(4) apresentar um sistema geral de referência sobre a diversidade biológica.

Os primeiros sistemas de classificação têm suas raízes pelo menos na Grécia Antiga, entre outros com Platão e Aristóteles. A própria formalização do conceito de *classe* parece ser mesmo um desenvolvimento grego. Ao menos parte da estrutura das classificações propostas por Aristóteles, por incrível que pareça, ainda é utilizada, mesmo que inadvertidamente, na educação de crianças, por leigos em conversas informais e, mesmo, de maneira mais técnica, por profissionais de diferentes áreas –agrônomos, bioquímicos, ecólogos, farmacêuticos, fisiologistas, geneticistas, médicos, veterinários, e, inclusive, por muitos sistematas.

A Sistemática, como qualquer outra área da ciência, enfrenta conflitos entre escolas na consecução de seus objetivos. Sua parte descritiva, a primeira meta, é a menos disputada. São raros os casos de choques de opinião em relação à descrição de uma característica em um grupo. Quando os há, normalmente podem ser solucionados com rapidez. De modo geral, os estudos descritivos produzem resultados aditivos e eventuais conflitos dizem respeito a questões menores de uma ou outra espécie. É quase desnecessário enfatizar que o conhecimento *descritivo* para a Sistemática, uma ciência empírica, é fundamental para qualquer inferência e é a *única* base de dados para recuperar a informação histórica dos grupos. Não haveria cosmologia, por exemplo, sem uma boa descrição dos corpos celestes e uma descrição de sua dinâmica e a formulação de teorias para sua origem e funcionamento.

A segunda meta, a ordenação do conhecimento, tem sido feita desde os tempos primordiais da cultura a partir dos padrões genéricos de semelhança existente entre os organismos (veja Papavero & Balsa, 1986). Apenas no século XIX há uma ruptura epistemológica no conceito de ancestralidade comum entre espécies passou a estar disponível como elemento ordenador da diversidade. A discussão sobre a gênese da diversidade, a terceira meta, também tem raízes antigas e sempre foi alvo de debates. Mesmo dentro de uma visão criacionista, houve um volume razoável de discussões sobre aspectos particulares do processo de criação (Papavero & Balsa, 1986). A partir do final do século XVIII e início do século XIX, particularmente com Lamarck, começa a aparecer claramente o conceito de que as espécies poderiam não ser entidades fixas, questionando pressupostos platônicos e aristotélicos quanto à ontologia das espécies. Sistemas de classificação construídos com base em grau de semelhança – a quarta meta– são conhecidos pelo menos desde Aristóteles, no quarto século a.C. A classificação dos animais desenvolvida por Aristóteles seguia um sistema lógico preciso. Com Lineu, no século XVIII, surge um sistema consistente de classificação em que as espécies –classes que agrupam indivíduos– são designadas por binômios latinos ou latinizados e em que essas espécies são agrupadas em classes e em classes de classes. A estrutura da classificação lineana seguia rigorosamente a lógica aristotélica.

Se o advento da teoria da evolução no século XIX permitiu uma compreensão mais clara da origem da própria diversidade e da ordem subjacente a ela, por outro lado, absolutamente não interferiu no trabalho de construção de classificações biológicas. Assim, durante quase um século após a proposição da teoria de Darwin-Wallace, a Sistemática continha em si uma contradição interna particularmente grave. De um lado, os evolucionistas propunham que o surgimento da diversidade era resultado de um processo natural de descendência com modificação. Entidades – espécies– preexistentes sofriam modificações ao longo do tempo e podiam ser fragmentadas em subunidades que se

diferenciavam. De outro, continuavam convivendo e incrementando um sistema de classificação biológica que tinha uma prática de formação de grupos por simples semelhança, algo feito desde o tempo de Aristóteles.

DISPUTAS ENTRE SISTEMAS GERAIS DE REFERÊNCIA

Nunca houve demonstração de que o método de análise filogenética fosse inválido como método de reconstrução das relações de parentesco. Um ou outro ataque foi feito, comentando que as "árvores" propostas tinham um padrão dicotômico de quebras, diferente do que seria esperado por certos modelos de especiação no Quaternário (Darlington, 1970; Mayr, 1974). Essas críticas, contudo, não foram acompanhadas de uma argumentação direta contra o método. Mais recentemente, tem havido um refinamento do método em termos de uma maior clareza na apresentação dos passos da análise, das premissas envolvidas e das diferentes decisões que podem ser tomadas em casos de conflito entre os caracteres envolvidos. O refinamento do método de análise ainda não pode ser considerado acabado, como será visto adiante. Contudo, se não surgiu um método de fato alternativo ao proposto por Willi Hennig (1966) para a reconstrução do parentesco, a discussão sobre a maneira mais adequada de organizar a informação sobre a diversidade biológica, de maneira que sirva como um sistema geral de referência, tem consumido centenas de páginas de literatura.

Os adeptos da visão de Hennig –que aqui serão denominados de filogeneticistas– defendem que a estrutura das classificações deve refletir de maneira precisa e inequívoca o conhecimento disponível sobre as relações de parentesco entre os táxons incluídos na classificação. Ou seja, deve ser possível para qualquer leitor, apenas utilizando a classificação, recuperar a informação sobre as relações de parentesco supostas entre os táxons. Embora não haja uma única maneira de criar classificações estritamente filogenéticas, o fato de que as classificações devam representar inequivocamente as relações de parentesco entre os táxons é uma questão fechada para os filogeneticistas.

O gradismo, cujas raízes estão em pesquisadores como Julian Huxley, Ernest Mayr, George Gaylord Simpson e P.J. Darlington, Jr., entende que os táxons devem ser construídos para expressar etapas (graus ou grados, "grades" em inglês) da evolução dos grupos. Esses grados corresponderiam, em uma explicação sumária, a condições alcançadas com o surgimento de características especiais que lhes teriam conferido a habilidade de explorar novos ambientes ou de alcançar uma nova zona adaptativa. As classificações, assim, refletiriam as etapas na evolução dos grupos.

De outra parte, estavam os feneticistas (termo cunhado por Mayr, 1969, que também criou o termo cladista, para designar os filogeneticistas), que tinham um ponto de partida completamente distinto. O sistema de referência deveria, na opinião dos feneticistas, resultar do levantamento do maior número possível de caracteres, tratados quantitativamente. O resultado é um diagrama ramificado em que as ligações de proximidade entre unidades terminais indicam uma maior semelhança média no conjunto dos caracteres considerados. Ou seja, foram utilizados procedimentos matemáticos para analisar a proximidade entre os grupos estudados com base no conjunto de caracteres. Desse modo, os feneticistas afastaram-se dos elementos evolutivos envolvidos na questão da diversidade para ater-se puramente a "elementos operacionais" na taxonomia. Uma classificação fenética não está interessada em exprimir a história filogenética de um grupo. O aparecimento da escola fenética, nos Estados Unidos, no final da década de 50, coincide com o aparecimento das primeiras calculadoras eletrônicas e computadores de maior porte, com esperanças de que seu uso na análise sistemática solucionasse o subjetivismo encontrado no trabalho de muitos taxonomistas tradicionais. Alguns autores chamam a escola fenética de Taxonomia Numérica, ainda que técnicas numéricas sejam utilizadas em outras abordagens.

Finalmente, há uma outra corrente, mais tradicional, que não se preocupa com as bases teóricas da atividade classificatória. As classificações seriam criadas por taxônomos profissionais apenas como atividade de organização. Em sua opinião, o taxônomo conhece as semelhanças e diferenças entre os organismos mais que qualquer outra pessoa e deve, portanto, gerar as classificações como lhe parece melhor. Desse ponto de vista, não haveria compromisso entre classificação e qualquer visão teórica. Embora nas últimas três décadas não tenham surgido novos defensores abertos dessa linha, uma grande parte do que ainda se faz e do que ainda se ensina em termos de Sistemática – talvez por simples ignorância– é que a construção de um sistema de classificação corresponde apenas a um exercício de divisão ou fusão de táxons, seguindo critérios simples de maior ou menor semelhança, sem qualquer consideração sobre outros critérios gerais estabelecidos.

Não há, desse modo, na Sistemática, uma disputa feroz entre as escolas quanto a métodos de reconstrução da história das relações de parentesco. As discrepâncias quanto ao método restringem-se a determinadas premissas na solução dos pontos em que há incongruência entre caracteres. Em contraste, existe uma oposição *irreconciliável* sobre os princípios a serem utilizados na elaboração de classificações.

Nos próximos seis capítulos (2-7), serão vistos os principais conceitos relacionados ao método de recuperação da informação filogenética, ou seja, da história das relações de parentesco entre espécies. Depois (Capítulos 8 e 9), retoma-se com mais detalhe a questão das classificações biológicas. No Capítulo 10, é tratada da relação entre o processo evolutivo e o padrão filogenético. O Capítulo 11 mostra como criar protocolos de estudos com abordagem filogenética. O Capítulo 12 traz as respostas para os exercícios propostos ao longo do livro. O Capítulo 13 reúne a bibliografia e, finalmente, o Capítulo 14 contém um glossário.

Principais Livros-Texto de Sistemática Filogenética

Ax, P. 1987. *The phylogenetic system. The systematization of organisms on the basis of their phylogenesis.* John Wiley & Sons, New York.

Brooks, D.R.; J.N. Caira; T.R. Platt & M.H. Pritchard. 1984. *Principles and methods of cladistic analysis: A workbook.* University of Kansas, Museum of Natural History Special Publication 12.

ELDREDGE, N. & J. CRACRAFT. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
FOREY, P.L.; C.J. HUMPHRIES; I.L. KITCHING; R.W. SCOTLAND; D.J. SIEBERT & D.M. WILLIAMS (eds.). 1992. *Cladistics, a practical course in systematics*. The Systematics Association Publication No. 10, Oxford, Claredon Press.
HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill. University of Illinois Press.
NELSON, G. & N. PLATNICK. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
PANCHEN, A.L. 1992. *Classification, evolution and the nature of biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
RIEPPEL, O. 1988. *Fundamentals of comparative biology*. Birkhauser Verlag, Basel.
SCHUH, R.T. 2000. *Biological systematics. Principles and applications*. Cornell University Press, Ithaca.
SCOTLAND, R. & R.T. PENNINGTON. 2000. Homology and systematics. Coding characters for phylogenetic analysis. Taylor & Francis, London and New York.
SCROCCHI, G. & DOMINGUEZ, E. 1992. *Introducción a las escuelas de sistemática y biogeografía*. Fundación Miguel Lillo, Tucumán. Opera Lilloana 40, p. 1-120.
WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, John Wiley & Sons.
WILEY, E.O. D. SIEGEL-CAUSEY, D.R. BROOKS & V.A. FUNK. 1991. *The complete cladist: A primer of phylogenetic procedures*. Special Publication No. 19, The University of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence.

Bibliografia Recomendada

AX, P. 1987. *The phylogenetic system. The systematization of organisms on the basis of their phylogenesis*. John Wiley & Sons, New York.
BLACKWELDER, R.E. 1959. The functions and limits of classification. *Syst. Zool. 5*:145-146.
BORGMEIER, T. 1955. Die Wanderameisen der neotropische Region. *Studia ent. 3*:1-717.
BROOKS, D.R.; J.N. CAIRA; T.R. PLATT & M.H. PRITCHARD. 1984. *Principles and methods of cladistic analysis: A workbook*. University of Kansas, Museum of Natural History Special Publication 12.
BUCK, R. & D. HULL. 1966. The logical structure of the Linnaean hierarchy. *Syst. Zool. 15*:97-111.
CROWSON, R.A. 1970. *Classification and biology*. Heinemann Education Books, London.
ELDREDGE, N. & J. CRACRAFT. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
FUTUYMA, D.J. 1992. *Biologia Evolutiva*. Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto (2ª Edição, 1993).
GHISELIN, M.T. 1966a. An application of the theory of definitions to systematic principles. *Syst. Zool. 15*:127-130.
GRIFFITHS, G.C.D. 1974a. Some fundamental problems in biological classification. *Syst. Zool. 22*:338-343.
GRIFFITHS, G.C.D. 1974b. On the foundations of biological systematics. *Acta Biotheoretica 23*:85-131.
GRIFFITHS, G.C.D. 1976. The future of the Linnean nomenclature. *Syst. Zool. 25*:168-173.
HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill. University of Illinois Press.
HENNIG, W. 1975. "Cladistic analysis or cladistic classification?": A reply to Ernst Mayr. *Syst. Zool. 24*:244-256.
MAYR, E. 1969. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, New York.
MAYR, E. 1974. Cladistic analysis and cladistic classification. *Zool. Syst. Evol.-Forsch. 12*:94-128.
MAYR, E. 1982. *The growth of biological thought*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
MAYR, E., 1988. *Toward a new philosophy of biology*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
NELSON, G. 1970. Outline of a theory of comparative biology. *Syst. Zool. 19*:373-384.
NELSON, G. & N. PLATNICK. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
PAPAVERO, N. 1989. *Introdução histórica e epistemológica à Biologia Comparada, com especial ênfase à Biogeografia. II. A Idade Média: da queda do Império Romano do Ocidente à Queda do Império Romano do Oriente*. Editora Universitária Santa Úrsula, Rio de Janeiro.
PAPAVERO, N. 1991. *Introdução histórica e epistemológica à Biologia Comparada, com especial ênfase à Biogeografia. III. De Nicolau de Cusa e Francis Bacon (1493-1634)*. Editora Universitária Santa Úrsula, Rio de Janeiro.
PAPAVERO, N. & J.M. ABE. 1992. Funciones que preservan orden y categorías lineanas. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 5*:39-74.
PAPAVERO, N. & S. BALSA. 1986. *Introdução histórica e epistemológica à Biologia Comparada, com especial ênfase à Biogeografia. I. Do Gênese ao fim do Império Romano do Ocidente*. Biótica e Sociedade Brasileira de Zoologia, Belo Horizonte.
PAPAVERO, N. & J. LLORENTE-BOUSQUETS. 1992a. Un nuevo sistema de nomenclatura para la Sistemática Filogenética. I. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 5*:1-20.
SIMPSON, G.G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York.
SOKAL, R.R. & P.H.A. SNEATH. 1963. *The principles of numeric taxonomy*. W.H. Freeman & Co., San Francisco, Cal.
WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, John Wiley & Sons.
WILEY, E.O., D. SIEGEL-CAUSEY, D.R. BROOKS & V.A. FUNK. 1991. *The complete cladist: A primer of phylogenetic procedures*. Special Publication No. 19, The University of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence.

Bibliografia Adicional

BERNIER, R. 1984. The species as an individual: Facing essencialism. *Syst. Zool. 33*:460-469.
BERTALANFFY, L. VON. 1932. *Theoretische Biologie I*. Berlin.
BERTALANFFY, L. VON. 1942. *Theoretische Biologie II*. Berlin.
BRADY, R. 1985. On the independence of systematics. *Cladistics 1*:113-126.
BUCK, R. & D. HULL. 1969. Reply to Gregg. *Syst. Zool. 18*:354-357.
DARWIN, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London. [Reprinted by Harvard University Press, Cambridge, Mass.]
DUPUIS, C. 1984. Willi Hennig's impact on taxonomic thought. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 15*:1-24.
GHISELIN, M.T. 1966b. On psychologism in the logic of taxonomic controversies. *Syst. Zool. 15*:207-215.
GREGG, J.R. 1950. Taxonomy, language, and reality. *Am. Nat. 74*:419-435.
GREGG, J.R. 1954. *The language of taxonomy. An application of symbolic logic to the study of classificatory systems*. New York.
HAECKEL, E. 1886. *Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen*. Reimer, Berlim.
HENNIG, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutsche Zentral Verlag, Berlim.
HULL, D. 1988. *Science as a process*. The University of Chicago Press, Chicago.
LINNAEUS, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae*. Ed. 10. Vol. 1, 824 pp. Holmiae [=Stockholm].
NIXON, K.C. & Q.D. WHEELER. 1990a. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics 6*:211-233.
O'HARA, R.J. 1988. Homage to Clio, or, toward a historical philosophy for evolutionary biology. *Syst. Zool. 37*:142-155.
OWEN, R. 1848. Report on the archetype and homologies of the vertebrate skeleton, pp. 169-340. *Reports of the 16th Meeting of the British Assoc. Adv. Sci.*, London.
PAPAVERO, N. & J. LLORENTE-BOUSQUETS (organizadores). 1993f. *Principia taxonomica. Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen I. Conceptos básicos de la taxonomía: una formalización*. UNAM, México, D.F.
ROSEN, D.E. 1982. Do current theories of evolution satisfy the basic requirements of explanation? *Syst. Zool. 31*:177-191.
WOODGER, J.H. 1952. From biology to mathematics. *British J. Phil Sci. 3*:1-21.
ZANGERL, R. 1948. The method of comparative anatomy and its contribution to the study of evolution. *Evolution 2*:352-374.

Dalton de Souza Amorim

Capítulo 2
Tempo e Forma: Plesiomorfia e Apomorfia

"Os animais diferem uns dos outros em seus modos de subsistência, em suas ações, em seus hábitos e em suas partes." (Aristóteles I, 1)

A idéia de evolução, como a entendemos hoje, tem certas conseqüências importantes. Uma delas é que quaisquer duas espécies devem ter pelo menos uma *espécie ancestral* comum. De quaisquer três espécies atuais, duas têm uma ancestral comum que não é comum à terceira –exceto se as três foram originadas simultaneamente. Se aplicarmos esse raciocínio a todas as espécies, obteremos a imagem de uma enorme seqüência de divisões que fragmentaram desde a primeira espécie ancestral –ancestral de todos os seres vivos– até as espécies existentes hoje em dia (supondo-se que a vida na Terra tenha surgido uma única vez). Ao conjunto dessa história de ancestralidade entre todas as espécies denominamos, genericamente, FILOGENIA. Secundariamente, chamamos de filogenia o diagrama que representa essa história. Talvez valha a pena realçar que existe uma e apenas uma história das relações entre as espécies.

Onde podemos *ver*, de fato, filogenias? Fósseis são restos em pedras ou em âmbar que vemos *hoje*. Nesse sentido, eles são como os indivíduos de espécies recentes –eles não são a própria filogenia. Na verdade, *a filogenia é uma entidade transtemporal*. Ela corresponde à seqüência de todos os momentos das espécies ao longo do tempo, desde seu surgimento. O que podemos ver com nossos olhos, portanto, é apenas um *corte temporal* dessa filogenia. É por isso que o que vemos pode ser representado por um conjunto de unidades isoladas, uma vez que a conexão temporal entre elas foi interrompida pelo corte temporal (veja Figura 6.2).

Se não podemos *ver* filogenias, o que podemos ver, de fato? Podemos ver espécies? Diferentemente do que parece ser o senso comum, não podemos ver espécies. Os indivíduos que morreram há mil anos pertencem à mesma espécie que seus descendentes atuais (se não houve cladogênese), mas não podem ser vistos. Assim, uma *espécie* é a soma de todos os indivíduos e de suas relações de parentesco desde sua origem, o que quer dizer que as espécies também são entidades transtemporais. As populações tampouco podem ser vistas, pois elas também correspondem à somatória de indivíduos que viveram em tempos diferentes. Até mesmo indivíduos não podem ser vistos em sua totalidade! Quando vemos uma pessoa adulta, não podemos literalmente ver que em momento anterior ela tinha brânquias, cauda e uma aparência geral bastante distinta da atual. Hennig (1966) denominou, assim, de SEMAFORONTE a forma particular de um indivíduo ao longo de determinadas etapas de sua vida. Os insetos holometabólicos, por exemplo, têm as fases de ovo, embrião, larva, pupa e adulto, que são semaforontes diferentes de um mesmo indivíduo. Os insetos hemimetabólicos têm as fases de ovo, embrião, ninfa e adulto. Os mamíferos têm as fases de ovo, embrião, jovem e adulto. Ainda que os limites entre as fases muitas vezes não sejam explícitos, isso permite separar o que vemos do que inferimos.

Essas conclusões podem parecer surpreendentes. No entanto, o que "achamos que vemos", quando consideramos as espécies, é resultado de uma percepção incorreta da questão do tempo em discussões biológicas. Embora tenhamos a impressão de que vemos populações e espécies (ou mesmo a relação entre espécies, quando muito evidente), essas são reconstruções que "sobrepomos" àquilo que realmente vemos. Elas pertencem ao nosso universo cognitivo, não ao universo material.

Antes de discutir o método de análise filogenética, é necessário considerar uma questão singular da Biologia Comparada: é impossível recuperar a história *completa* das relações de parentesco entre os grupos. Isso ocorre, de um lado, porque a maioria absoluta das espécies extintas não está preservada através de fósseis e porque ainda se conhece apenas uma parte pequena das espécies recentes. Assim, qualquer reconstrução filogenética contará apenas com uma parte das espécies que existem e existiram. Por outro lado, só conhecemos uma parte ínfima das características biológicas de todos os grupos –considerando a biologia, bioquímica, citologia, comportamento, fisiologia, histologia, morfologia dos organismos etc. Assim, é forçoso ter em mente que a veracidade das afirmações sobre nosso conhecimento da evolução dos organismos limita-se aos táxons e aos caracteres amostrados. Feita essa ressalva preliminar, começamos a nos aproximar da análise propriamente dita das relações de parentesco entre os táxons. A pergunta que se impõe, então, é:

Qual método (ou métodos) de análise permite chegar à filogenia dos grupos partindo de espécimens e de suas características?

As bases da resposta a essa questão foram lançadas por Hennig (1950, 1966) e desenvolvidas por vários outros autores.

Homologia

O primeiro passo para dominar o método filogenético é entender o conceito de HOMOLOGIA (do grego 'ομοως,

igualmente, da mesma maneira, do mesmo modo, + λογος, ciência, razão, julgamento, explicação)[1]. Esse é um conceito complexo e está definido de modo insatisfatório na literatura. Sem dúvida, no entanto, é um dos conceitos mais fundamentais de toda a Biologia Comparada, uma vez que é a ferramenta básica que permite a comparação entre partes de indivíduos distintos.

As proposições sobre homologia sempre envolvem relações entre estruturas de indivíduos diferentes. À luz da teoria da evolução, a afirmação de que estruturas de diferentes espécies são homólogas implica que essas espécies têm um ancestral comum que também apresentava essa estrutura. A existência de estruturas homólogas em espécies diferentes deve ser entendida como o resultado de cópias da estrutura que existiu em sua espécie ancestral comum mais recente. Nesse sentido, é indiferente se falamos de um gene ou da expressão fenotípica do gene.

Estruturas homólogas podem ser iguais ou não. Os braços direitos de dois homens são homólogos; do mesmo modo, o bico de um papagaio é homólogo ao bico de um beija-flor. Assim, estruturas homólogas podem ser virtualmente idênticas ou bastante diferentes.

Como não temos acesso direto à história dos grupos, a proposição de que duas estruturas são homólogas baseia-se em *evidências indiretas*. Há três métodos básicos para inferir homologia comparando indivíduos. Um considera homólogas estruturas de indivíduos diferentes que, em suas partes componentes e em seu conjunto, são notoriamente semelhantes, ou seja, que têm *formas* parecidas. Outro critério considera homólogas estruturas de indivíduos diferentes que têm aproximadamente a mesma *posição* relativa a outras estruturas do corpo. Finalmente, de um ponto de vista *ontogenético*, estruturas homólogas de diferentes indivíduos formam-se a partir de células ou conjuntos celulares que ocupam posição similar em estágios embrionários iniciais de uma mesma seqüência de modificações.

O conceito pré-evolucionista de homologia foi desenvolvido por Etienne Geoffroy de Saint-Hilaire (1830) e Owen (1849). Desvinculado da interpretação evolucionista, dizia respeito apenas a uma relação de semelhança topológica –isto é, espacial, de posição– entre partes do corpo de diferentes organismos, independentemente de exercerem ou não a mesma função. Esse conceito era contraposto ao de ANALOGIA, em que estruturas em indivíduos diferentes apresentam semelhança de função, tenham ou não correspondência de posição. Isso, de certo modo, apenas repete o sentido essencialista de Aristóteles, como já foi visto. O desenvolvimento de uma teoria mais completa da evolução biológica mostrou que essas semelhanças de forma, posição e, às vezes, de função entre diferentes organismos é *explicado* como sendo resultado da ancestralidade comum entre as espécies.

Ray Lankester (1870, *in* Papavero & Llorente-Bousquets, 1996:25) fez uma distinção extremamente útil, embora desconhecida da maior parte da literatura, entre os termos homólogo e HOMOGENÉTICO. Homólogo, como corretamente observa Lankester, é um termo derivado da filosofia idealista e que deveria ser utilizado apenas para descrever relações topológicas, ou seja, de semelhança de posição. A inferência evolutiva que resulta da análise de homologias topológicas permite hipotetizar que duas estruturas (iguais ou diferentes entre si) são homogenéticas. Infelizmente, o próprio desenvolvimento da literatura faz com que a substituição dos termos seja inviável, de maneira que o termo homologia será usado aqui no sentido dado por Lankester para o termo homogenético.

De um ponto de vista evolutivo, o bico de um papagaio e de um beija-flor podem ser considerados homólogos (ou homogenéticos), mesmo sendo diferentes entre si, porque a espécie ancestral comum às duas espécies supostamente também apresentava bico. Nesse caso, o que houve foram modificações diferenciais na forma do bico a partir da espécie ancestral comum mais recente entre elas, ao longo da história que acabou por originar o papagaio e o beija-flor. A semelhança entre o braço direito de dois indivíduos humanos é devida a sua ancestralidade comum, sem que surgissem características diferenciais evidentes.

As asas de um morcego e as asas da ema, por outro lado, não podem ser consideradas homólogas. Uma comparação cuidadosa entre a forma e a posição das asas de um morcego e da ema mostra que elas diferem de diversas maneiras: na ave, as membranas alares ligam a parte distal do membro anterior ao tórax; em um morcego, as membranas estendem-se entre dedos extremamente alongados do membro anterior. A semelhança é superficial. Como há um grande número de outros caracteres que mostram que os morcegos formam um subgrupo de mamíferos, pode-se inferir que as modificações genéticas que produziram aquilo que se chama de "asa" em um e em outro desses grupos surgiram duas vezes, em ancestrais independentes. Além disso, há muitas evidências de que a espécie ancestral mais recente comum a aves e morcegos –o ancestral de todos os Amniota– não apresentava asa.

Essa conceituação genérica de homologia não é particularmente complexa e é de assimilação relativamente direta. Apenas é necessário ter claro que, *dentro de um paradigma evolutivo, ao se fazer uma afirmação de homologia de uma estrutura em grupos distintos, está sempre implícita uma afirmação de que essa estrutura supostamente esteve presente na espécie ancestral comum mais recente entre os grupos envolvidos.*

É necessário, agora, discernir entre os conceitos de "caráter" e de "estrutura", utilizados muitas vezes de modo impreciso na literatura. ESTRUTURA pode ser considerada qualquer *parte* do corpo, no sentido de qualquer expressão fenotípica (morfológica, comportamental, fisiológica etc.) ou qualquer porção do DNA, por exemplo, um cromossomo, um gene, um conjunto de bases ou uma única base. Assim, pode-se falar em *estrutura comportamental*, *estrutura bioquímica* etc. Estrutura é uma entidade concreta. Por outro lado, fala-se em CARÁTER quando são consideradas as *diferenças* entre estruturas homólogas de organismos diferentes. Ou seja, fala-

[1] Os autores gregos diziam homólogas das coisas que *concordavam*, que estavam em harmonia ou que correspondiam. Das coisas que eram análogas (do grego, ανα, como advérbio, em cima, no alto; como preposição, sobre, em cima de; αναλογια, como substantivo feminino, significa proporção matemática), em oposição, Aristóteles (*On the parts of Animals*, I, 5) dizia quando tinham uma semelhança superficial.

se em caráter quando há *modificações* envolvidas. Assim, não faria sentido falar em "caracteres homólogos," mas sim em *estruturas homólogas* ou em *condições homólogas de caracteres*. Caráter, conseqüentemente, corresponde àquilo que foi modificado em uma estrutura; é a *diferença* entre uma condição apomórfica e uma condição plesiomórfica (veja definição na seção seguinte). Muitas vezes, na literatura, utiliza-se caráter como sinônimo de novidade evolutiva ou mutação, o que seria correto. O que importa, no entanto, é diferenciar entre a mutação em si (o caráter) e a forma particular de uma estrutura, gerada pela mutação.

De Pinna (1991) propõe uma discussão semelhante, fazendo uma separação entre homologias primárias e secundárias. As homologias primárias são as hipóteses de homologia feitas com base em critérios auxiliares (topológicos ou ontogenéticos); as homologias secundárias são as sinapomorfias que resultam de uma análise filogenética. Isso resulta em que a determinação de "homologia primária" corresponde a uma verificação da homologia das estrutura nas quais diferenças foram encontradas, enquanto que a homologia secundária verifica a distributividade das diferenças, fazendo uma afirmação sobre origem única e origem múltipla dessas modificações (veja adiante o conceito de sinapomorfia).

De fato, há uma relação hierárquica entre estrutura e caráter. O caráter é a modificação surgida em uma determinada estrutura, mas o surgimento da própria estrutura será um caráter em um nível de generalidade mais abrangente. Portanto, o que é uma homologia primária em um nível menos abrangente poderá ser tomado como uma homologia secundária em um nível mais abrangente. "Asa" em Aves é um *caráter* quando comparado com "membro anterior com apoio no solo". Por outro lado, "asa" é uma *estrutura* morfológica na qual os caracteres "cor da pena" ou a "extensão do rádio" ocorrem. Assim, é uma hipótese sobre homologia secundária em um nível que dá a base para a inferência de homologias secundárias em um nível mais restrito de generalidade.

Interpretações particulares sobre homologia entre estruturas de indivíduos diferentes são tomadas na prática, como foi comentado, considerando-se os critérios de forma, posição e, quando possível, ontogenia. As estruturas como um todo nas quais os caracteres ocorrem de modo geral contêm determinadas informações que auxiliarão a discussão de homologia entre partes dessas estruturas. É mais seguro proceder, primeiramente, à determinação de homologia em um nível "morfológico" (ou fisiológico, etológico etc.) mais abrangente, que partir diretamente para a comparação de detalhes de estruturas, as quais podem não ser, elas mesmas, homólogas. Em um segundo momento, então, poder-se-ia comparar a parte ou as partes mais restritas da estrutura para detectar diferenças e, logo, encontrar caracteres.

Um exemplo é a comparação dos côndilos de ossos em membros anteriores de duas espécies de vertebrados: primeiro, determina-se a homologia do próprio osso, levando-se em consideração a forma, a posição e a articulação com outros ossos; depois, comparam-se partes do osso, anotando-se as diferenças entre elas (os caracteres). Do mesmo modo, para se discutir seqüenciamento de DNA é necessário determinar, primeiramente, a homologia dos cromossomos comparados entre duas espécies (ou entre trechos homólogos em cromossomos diferentes) e, depois, a homologia dos trechos seqüenciados, para, finalmente, localizar diferenças de bases homólogas nas duas seqüências.

A análise de caracteres de estruturas para as quais já existe uma hipótese de homologia pode, assim, chegar a conclusões muito mais confiáveis. Não parece muito complicado discutir a homologia da cabeça do fêmur de duas espécies de Bovidae, porque é óbvia a homologia do fêmur nessas espécies. Contudo, só se pode discutir a homologia entre uma cúspide em um dente de um canídeo e uma cúspide de um dente de um marsupial se houver um boa hipótese de homologia para os próprios dentes envolvidos. Assim, quando se abordam diferentes condições de um caráter, especialmente quando os grupos não são muito próximos, é necessário dispor de uma hipótese inicial relativamente segura de que estamos lidando com estruturas efetivamente homólogas.

SÉRIES DE TRANSFORMAÇÃO: PLESIOMORFIA E APOMORFIA

A simples constatação de que estruturas consideradas homólogas são diferentes entre si não resolve a questão da reconstrução das relações de parentesco entre táxons. A homologia apenas indica que é razoável proceder à comparação entre determinadas partes que não são iguais em indivíduos distintos. A questão que se coloca, agora, já ligeiramente modificada em relação à anterior, é:

Qual é o método que permite, analisando estruturas homólogos e diferentes entre si, inferir relação de ancestralidade comum?

A resposta a essa questão é uma das contribuições mais importantes de Willi Hennig à solução do problema do método filogenético e corresponde a um verdadeiro ovo de Colombo. Anagênese é um processo que ocorre apenas no nível da espécie[3]. Se, em uma espécie, surgiu e se fixou uma novidade evolutiva (uma mutação), então, todas as suas espécies descendentes serão herdeiras dessa modificação. Logo, *o conjunto de espécies que compartilha a condição modificada de um caráter descende da espécie ancestral na qual essa condição modificada surgiu*.

A primeira etapa da reconstrução da história dos

[3] Convém ter bastante claro que o processo evolutivo é composto por dois grandes conjuntos de processos. Denomina-se ANAGÊNESE a modificação na forma (em um sentido amplo) de qualquer ramo filético. Nesse processo geral, estão envolvidos mutação, recombinação, seleção, deriva genética e fixação de alelos. Por outro lado, denomina-se CLADOGÊNESE a fragmentação de um ramo filético (conjuntos de populações que apresentam efetivamente fluxo genético) em dois ou mais ramos isolados, que passam a evoluir independentemente. Neste processo, são fatores causais a vicariância e a dispersão. Hipoteticamente, uma "macromutação" poderia resultar em uma cladogênese, embora isso seja pouco provável. A conjunção dos processos de cladogênese e anagênese geram a evolução biológica, tal qual a conhecemos. Anagênese sem cladogênese geraria diferenciação em um único ramo, sem sua fragmentação. Cladogênese sem anagênese provocaria um aumento no número de ramos espacialmente separados, mas iguais entre si. Anagênese e cladogênese geram a diversidade. A extinção é um terceiro processo que altera o padrão final gerado pela evolução de um grupo.

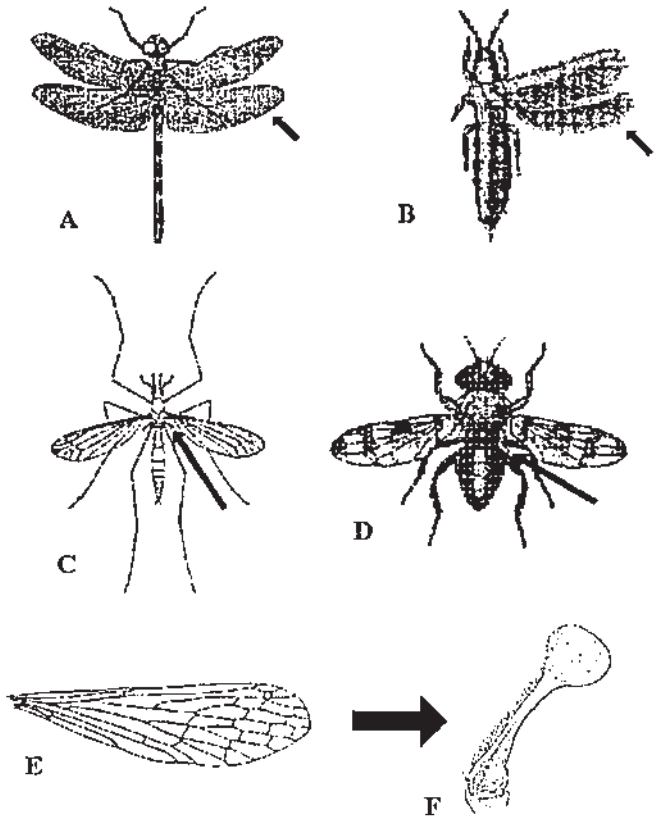


Figura 2.1. Quatro insetos alados, dois dos quais com quatro asas e dois com duas asas. A condição das asas posteriores corresponde a um caráter. A condição das asas posteriores bem desenvolvidas, semelhante às asas anteriores (A, B, E), é plesiomórfica, mais antiga, em relação à condição transformada em halter (C, D, F), apomórfica, mais recente (modificado de Borror, D.J. & D.M. DeLong, 1969. *Introdução ao Estudo dos Insetos*. Editora Edgard Blücher, São Paulo).

táxons, desse modo, é a reconstrução das modificações ocorridas na história de uma estrutura, determinando quais são, de um conjunto de condições homólogas e diferentes entre si, as condições modificadas e quais são as condições mais antigas a partir das quais as novas surgiram. Hennig (1966) denominou de SÉRIE DE TRANSFORMAÇÕES a *seqüência de modificações que uma determinada estrutura sofreu, tornando-se sucessivamente mais derivada.*

É importante realçar que essa é uma representação linear (vertical, no sentido temporal) de modificações ocorridas na evolução do grupo. Essa relação não pode ser vista diretamente entre as espécies atuais. O que se observam são conjuntos de espécies que apresentam cópias de uma ou outra das condições da série de transformações, que hoje convivem co-temporalmente. Quando se analisa a evolução das asas dos insetos, por exemplo (Fig. 2.1), podemos destacar particularmente, em uma série de transformações, a condição em que as asas posteriores são bem desenvolvidas e a condição modificada, em que as asas posteriores estão transformadas em halter (veja setas). Essas duas condições –*a mais antiga*, original, e *a mais recente*, modificada ou derivada– de um caráter representam apenas dois dos inúmeros passos da evolução das asas.

De duas condições quaisquer em uma série de transformação (isto é, homólogas), Hennig (1966) chamou de PLESIOMORFIA (do grego, πλησιος, próximo a + μορφη, forma) a *condição mais antiga, que foi alterada resultando em uma outra condição mais recente*. Em oposição, chamou de APOMORFIA (do grego, απο, longe de) a *condição mais recente em uma série de transformação, surgida por modificação de uma condição mais antiga.*

A série mais simples envolve duas condições, uma plesiomórfica e uma apomórfica (Fig. 2.2A). Séries de transformação mais complexas podem incluir uma sucessão linear de modificações de uma estrutura, na qual uma condição é sempre apomórfica em relação à condição a partir da qual ela se modificou, mas ao mesmo tempo é plesiomórfica em relação a outra modificada a partir dela (Fig. 2.2B). Podem-se representar também séries de transformação não lineares, com pontos de bifurcação. Nesse casos, a partir de uma mesma condição original, surgiram duas ou mais condições derivadas independentemente (Fig. 2.2C).

Há inúmeros exemplos bem conhecidos de condições plesiomórficas e apomórficas. O caso de dois pares ou um par de asas em insetos inclui, respectivamente, as condições plesiomórfica e apomórfica de uma série de transformação. Igualmente, a presença de escamas epidérmicas é plesiomórfica em relação à presença de pêlos em vertebrados (Fig. 2.3). A condição de ausência ou presença de carioteca são condições plesiomórficas e apomórficas encontradas,

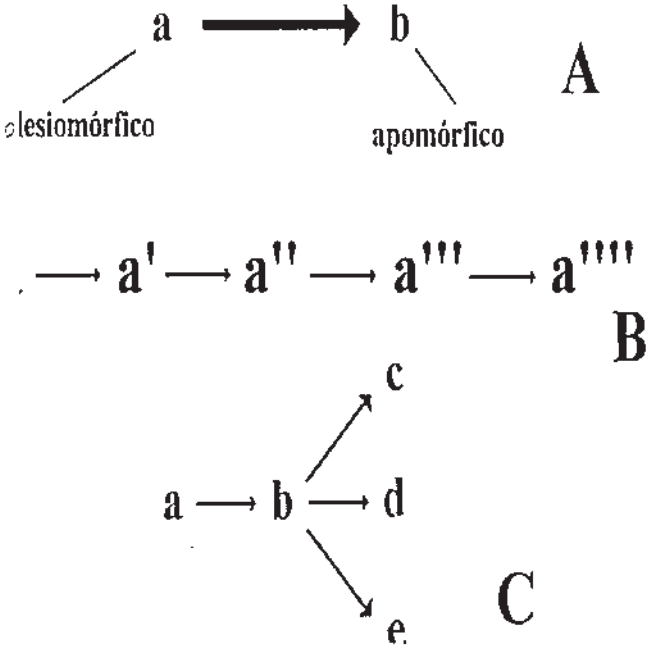


Figura 2.2. Três tipos diferentes de séries de transformação. A. Série de transformação com apenas duas condições, uma plesiomórfica e outra apomórfica. B. Série de transformação com condições sucessivamente apomórficas, em que de cada estudo do caráter só resulta uma modificação mais apomórfica, exceto a última. C. Série de transformação com uma condição plesiomórfica inicial, uma condição apomórfica dela originada e três condições apomórficas distintas que surgem, independentemente, a partir da condição apomórfica intermediária.

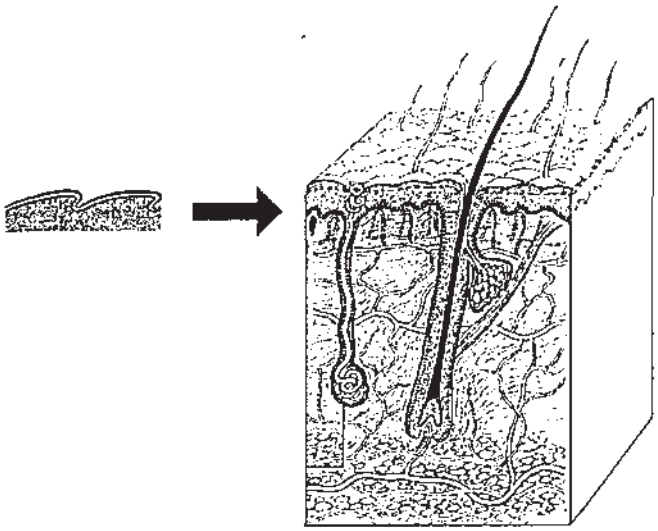


Figura 2.3. Exemplo de série de transformação. A condição plesiomórfica, placas epidérmicas em forma de escama, é modificada, transformando-se em estruturas epidérmicas em forma de pêlo. A evolução da estrutura epidérmica, na verdade, não é tão simples, uma vez que a formação de pêlos envolve também a formação de glândulas, o desenvolvimento anexo de músculos, alterações circulatórias, etc. (modificados de Romer, A.S. & T.S. Parsons, 1977, *The Vertebrate Body*. Saunders College, Philadelphia).

respectivamente, em procariotos e eucariotos. A presença de vértebra representa uma condição apomórfica em relação à ausência de vértebras. A formação de um celoma ao longo do desenvolvimento embrionário corresponde a uma condição apomórfica em relação à ausência do celoma. A condição parasitária é apomórfica em relação à vida livre em Platyhelminthes. A perda dos membros anteriores em Serpentes é apomórfica em relação à presença desse par de membros em outros Amniota.

Séries de transformação lineares com mais de um passo podem ser citadas. Um exemplo é a modificação da condição tetrápode original dos amniotas na postura bípede dos humanos. É possível verificar uma série de etapas entre os dois extremos, com modificações sucessivas na inclinação da coluna vertebral (e as alterações concomitantes na forma de outros ossos). Uma parte dessas condições intermediárias está mantida em espécies atuais de primatas; estágios mais avançados só podem ser encontrados em fósseis de hominídeos.

Note –e isso é extremamente importante– que as espécies que apresentam a condição mais avançada de uma série de transformação com vários passos também são apomórficas para as condições mais plesiomórficas dessa série. Assim, se uma estrutura passou da condição "A" para a condição "B" e, depois, para a condição "C", as espécies que são apomórficas para a passagem da condição "B" para a condição "C" são necessariamente apomórficas para a passagem da condição "A" para a condição "B". Em resumo, em uma série de transformação A B C, todo "C" é uma forma modificada de "B", ou seja, todo "C" é apomórfico para a série de transformação A B. Como foi dito, caráter é uma modificação e não um estado, de maneira que uma *modificação* anterior em uma série estará presente em todas as modificações posteriores na mesma estrutura, surgidas mais recentemente na história de um grupo.

Um caráter apomórfico intermediário na série de transformação que leva à condição ereta não é, estritamente, "indivíduos com a coluna semi-ereta", mas a "*passagem* da condição quadrúpede para a condição semi-ereta". Essa apomorfia, passar de quadrúpede para semi-ereto, é compartilhada tanto por indivíduos que têm postura semi-ereta quanto pelos que têm postura efetivamente ereta.

Um outro exemplo de série de transformação com várias etapas é a perda gradual de esclerotização da cápsula cefálica em larvas de insetos. Nas larvas de grupos surgidos mais próximos à origem dos Diptera, como Tipulidae, a cápsula cefálica é completa; em Stratiomyidae, por exemplo, a cápsula cefálica é apenas parcialmente esclerotizada; nos Cyclorrhapha, só existe esclerotização das peças bucais internas da larva. Em Hymenoptera, os níveis cada vez mais complexos de socialização também podem ser representados em uma série de transformação com vários estados, embora níveis mais elaborados de socialidade tenham aparecido independentemente várias vezes a partir de níveis menos elaborados. O que importa destacar, neste caso, é que a condição chamada "eussocial" encontrada nas espécies de *Apis*, por exemplo, evidentemente não surgiu através de uma única modificação a partir de uma condição não social, mas através de uma série de modificações em espécies ancestrais sucessivas, envolvendo uma seqüência gradual de modificações. Nem sempre, entretanto, é fácil reconhecer as condições intermediárias nas condições finais, o que pode levar a erros importantes na análise.

Um exemplo (exposto aqui de modo relativamente simplificado) de série de transformação ramificada é o processo de tagmatização de artrópodes. A condição original de metameria, com os diversos segmentos com estrutura virtualmente idêntica entre si, pode ser encontrada em alguns poliquetos. Nos aracnídeos, essa condição inicial sofre várias modificações: (1) um grupo de sete segmentos funde-se para formar o cefalotórax ou prossoma, com os apêndices do primeiro e segundo metâmeros modificados para a alimentação; (2) os metâmeros posteriores (ao menos na base da evolução dos aracnídeos) têm modificações no formato e na função dos apêndices, formando o opistossoma. Nos Malacostraca, por outro lado, a condição original do tronco, com segmentos indiferenciados, é modificada para formar um cefalotórax (que não é homólogo ao dos aracnídeos), com apêndices muito diferenciados ligados à alimentação (antena, mandíbula, maxilas, maxilípedes), outros pouco diferenciados ligados à locomoção (pereópodes) e um abdômen, com apêndices modificados para função respiratória e reprodutiva (pleópodes). A condição de tagmatização pouco desenvolvida no tronco ainda é observada em miriápodes, embora já haja alguma diferenciação da cápsula cefálica. Nos Hexapoda, a fusão de segmentos para formar a cápsula cefálica completa, o tórax têm três metâmeros com apêndices pouco modificados, utilizados na locomoção, e há um abdômen, que apresenta 11 metâmeros com os apêndices reduzidos ou ausentes, em que estão concentrados órgãos internos com função gástrica

e reprodutiva.

Em síntese, espécies distintas podem diferir em caracteres homólogos. De cada par de condições homólogas de um caráter, uma delas deve corresponder à forma original, plesiomórfica, a partir da qual a outra, apomórfica, se modificou.

CARACTERES COMPARTILHADOS: SIMPLESIOMORFIAS E SINAPOMORFIAS

Os exemplos de condições plesiomórficas e apomórficas de caracteres fornecidos na seção anterior permitem começar a desfazer a visão "ingênua" do mundo biológico. A visão leiga da diversidade biológica, bem como a que aparece na maioria dos compêndios atuais de Zoologia, Botânica ou Protozoologia, mostra apenas como as espécies e táxons supra-específicos são. Numa abordagem verdadeiramente evolutiva da diversidade dos organismos, *cada caráter* tem sua própria história de origem e diferenciação. *Adotar a teoria da evolução com explicação para a diversidade biológica implica necessariamente em aceitar não somente que os* táxons, *mas também* que suas estruturas *se interconectam no passado*. Isso é homologia. Todas as características biológicas –de moléculas orgânicas fundamentais à própria linguagem– podem ser representadas por pares de condições homólogas, em que a mais antiga foi a base a partir da qual a mais recente surgiu.

Apomorfias e plesiomorfias obviamente não existem como entidades isoladas, independentemente das espécies. Na verdade, as diferentes condições de uma estrutura são *compartilhadas* pelos indivíduos de uma ou mais espécies. Assim, os *estados* de uma série de transformação são chamados plesiomórficos e apomórficos, sendo que o *compartilhamento* desses estados dos caracteres por grupos são denominados SIMPLESIOMORFIA e SINAPOMORFIA (com o prefixo grego συν, juntamente). Ou seja, diz-se que um determinado caráter é simplesiomórfico *para* um determinado grupo, ou sinapomórfico *para* um determinado grupo. De outra maneira, diz-se que um caráter é uma sinapomorfia *de* um grupo ou uma simplesiomorfia *de* um grupo.

A aplicação desses termos é direta. Um caráter é sinapomórfico para o conjunto de *todas* as espécies que compartilham sua condição apomórfica. Do mesmo modo, um caráter é simplesiomórfico para o conjunto de todas as espécies que compartilham a condição plesiomórfica de um caráter. A *presença de pêlos*, por exemplo, é sinapomórfica para os *mamíferos*; a presença de celoma é sinapomórfica para os celomados; a presença de tecidos organizados é uma sinapomorfia dos Eumetazoa; a presença de mandíbulas (nos vertebrados; não confundir com a estrutura homônima dos artrópodes) é uma sinapomorfia dos Gnathostomata. Por outro lado, a ectotermia, a ausência de mecanismos fisiológicos para manter a temperatura do corpo constante, é uma condição plesiomórfica compartilhada pelos "répteis"[3], anfíbios, outros vertebrados e os invertebrados. A ausência de asas em artrópodes é uma simplesiomorfia dos "apterigotos", mas é simplesiomórfica também para miriápodes, crustáceos, aracnídeos etc. A ausência de carioteca é simplesiomórfica para os procariotos. A ausência de vértebras é uma simplesiomorfia dos invertebrados, mas também é simplesiomórfico para as plantas, protozoários, bactérias e vírus. A presença de apenas três câmaras cardíacas, por outro lado, é simplesiomórfica para os répteis (exceto crocodilos) e anfíbios em relação às quatro cavidades dos mamíferos, crocodilos e aves.

O reconhecimento de uma sinapomorfia em um grupo corresponde, assim, à união do conhecimento de uma condição apomórfica ao conhecimento da distributividade dessa condição, isto é, de qual é o conjunto de espécies que compartilha essa condição. O mesmo raciocínio aplica-se às simplesiomorfias. As implicações do conhecimento sobre sinapomorfias e simplesiomorfias, contudo, são distintas.

Na Figura 2.4, pode-se observar um exemplo hipotético. Nesse exemplo, uma espécie ancestral dividiu-se em duas descendentes, cada uma das quais, por sua vez, dividiu-se em duas outras. As condições plesiomórficas iniciais são 1, 2, 3, 4, 5, 6 e 7; as apomórficas são, respectivamente, 1', 2', 3', 4', 5', 6' e 7'. As condições 1', 2' e 3' são sinapomorfias, respectivamente, dos grupos {A, B, C, D}, {A, B} e {C, D}.

As condições 4', 5', 6' e 7' são ditas AUTAPOMÓRFICAS (do grego αυτος, mesmo, ele mesmo) para, respectivamente, as espécies A, B, C e D. Autapomorfias são caracteres *apomórficos para um único ramo terminal em um cladograma*. Esse ramo pode ou não conter várias espécies (não incluídas no cladograma). Isto é, autapomorfias são casos particulares em que uma sinapomorfia é compartilhada no cladograma por um único táxon terminal. Logo, um caráter autapomórfico em um cladograma pode ser sinapomórfico em um cladograma de um nível menor de generalidade. A presença de penas nas Aves, em uma filogenia dos grandes grupos de Amniota, por exemplo, é uma autapomorfia, mas, em um cladograma dos grupos de Aves, aparece como sinapomorfia que reúne conjuntos de táxons terminais. Alguns autores propuseram restringir o uso do termo "autapomorfia" para caracteres apomórficos de uma única espécie. Esse sentido, além de restritivo no emprego de um termo útil em outros contextos, acaba limitado pelas próprias discussões sobre o conceito de espécie.

Na Figura 2.4, também é possível visualizar a aplicação do conceito de simplesiomorfia. O caráter 7', por exemplo, é autapomórfico para a espécie D; a condição plesiomórfica 7 é compartilhada, nesse nível, por A, B e C. Do mesmo modo, 3 é simplesiomórfico para A e B, 2 é

[3] Sempre que um nome de táxon é apresentado, aqui, entre aspas significa que não há certeza sobre sua condição monofilética ou que há certeza sobre sua condição não-monofilética (veja o Capítulo 3, sobre o monofiletismo de grupos taxonômicos).

[4] A expressão "níveis de generalidade" (ou níveis de universalidade) é extremamente útil em Biologia Comparada. As relações de parentesco entre as espécies (e, conseqüentemente, as relações de compartilhamento de caracteres apomórficos) podem ser expressas em diagramas hierárquicos (sistemas parcialmente ordenados; veja Capítulo 8). Em qualquer sistema hierárquico, podem existir elementos comuns a poucos ramos terminais ou a muitos ramos terminais. Diz-se, assim, que esses elementos teriam, respectivamente, menor ou maior

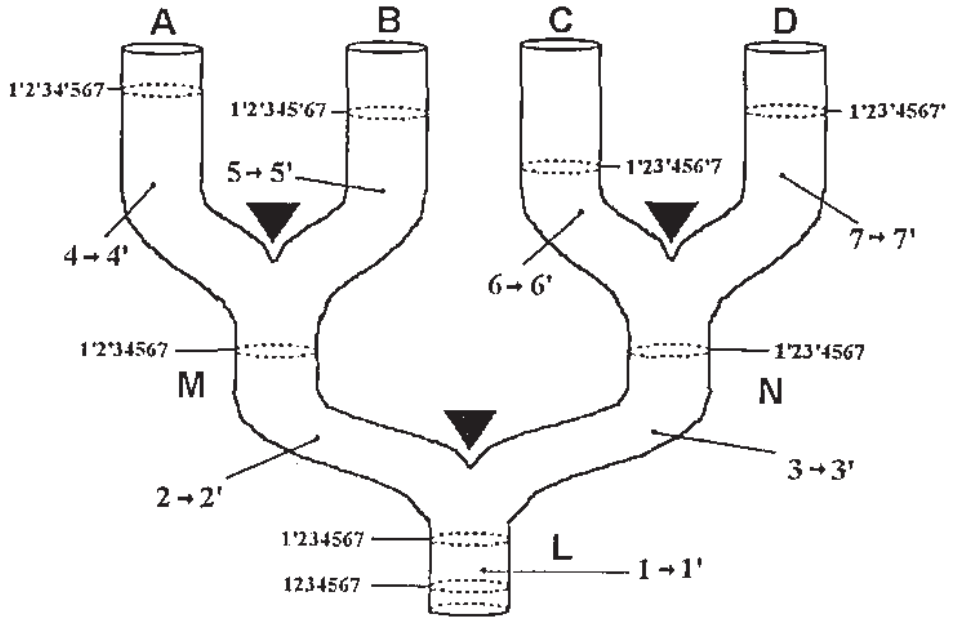


Figura 2.4. Exemplo hipotético de evolução de um grupo M, com espécies recentes A, B, C e D. A condição inicial da espécie ancestral do grupo era plesiomórfica para os caracteres 1-7. Os triângulos escuros indicam a ocorrência de eventos cladogenéticos. Os aros pontilhados destacam como são os caracteres amostrados nas espécies em um determinado momento de sua história (veja texto para maiores explicações).

simplesiomórfico para C e D, 4 é simplesiomórfico para B, C e D etc.

Será introduzido, aqui, um termo novo, ARQUEOMORFIA (do grego, αρχη, origem, princípio). São denominadas arqueomorfias de um grupo *as condições apomórficas de caracteres presentes nesse grupo, mas que são sinapomórficas para um nível mais abrangente de generalidade*[4], *ou seja, que são sinapomorfias de um grupo mais amplo que aquele em foco*. A passagem da condição tetráptera para uma condição díptera, por exemplo, é uma sinapomorfia de Diptera; contudo, a presença de asas anteriores, em si, é uma arqueomorfia de Diptera, uma vez que as asas surgiram ao nível de Pterygota, do qual Diptera é apenas um subgrupo. Outros casos de arqueomorfias são, por exemplo, a presença de vértebras em Mammalia, a presença de penas em Passeriformes, a presença de clorofila em Angiospermas e a presença de células flageladas em Porifera.

A introdução desse termo é necessária, pois o termo "simplesiomorfia" tem sido utilizado impropriamente para se referir a esse tipo de condição compartilhada de caráter. O uso do termo "simplesiomorfia", nesses casos, não é correto ou adequado. O uso do termo "plesiomorfia" exige necessariamente que haja alguma forma apomórfica conhecida em relação a essa. A presença de vértebras em Mammalia, por exemplo, não pode ser vista como uma simplesiomorfia, uma vez que não há nenhuma alteração do caráter "presença de vértebra" que o caracterize como efetivamente plesiomórfico no grupo. A arqueomorfia, na verdade, é uma caso particular de sinapomorfia, em que a condição apomórfica é compartilhada por um grupo, mas não apenas por esse grupo.

POLARIZAÇÃO DE SÉRIES DE TRANSFORMAÇÃO

Uma vez compreendida conceitualmente a questão das apomorfias e plesiomorfias, pode-se abordá-la do ponto de vista prático ou metodológico:

De um par de condições homólogas diferentes de um caráter, como determinar qual é a apomórfica e qual a plesiomórfica?

Esse é o procedimento de determinação da *polaridade do caráter*, a direção da evolução entre dois "pólos" opostos, em uma série de transformação.

Esse problema metodológico não havia sido solucionado antes do aparecimento da Sistemática Filogenética. Muitos autores consideravam que a condição mais freqüente ou comum em um grupo seria a plesiomórfica ou mais antiga. Outros sustentavam justamente o oposto, que a condição mais comum seria a apomórfica. Entretanto,

generalidade (ou universalidade) no sistema. Se essa hierarquia for uma filogenia, em que a espécie ancestral de todo o grupo está na parte inferior do diagrama (como na Fig. 2.4), um caráter de pequena generalidade terá surgido mais recentemente na evolução do grupo e estará posicionado em uma posição relativamente superior da filogenia. Um caráter de ampla generalidade, por outro lado, terá surgido há mais tempo e estará posicionado em uma posição mais inferior do diagrama. Note, novamente, que não importa o número de elementos terminais que apresenta estritamente um determinado *estado* de caráter, mas o nível de seu surgimento. A presença de ovo (com casca), apenas em Monotremata, dentro de Mammalia, não é um caráter de pequena generalidade, uma vez que corresponde a uma plesiomorfia no grupo, herdada de um nível ainda mais amplo (ou alto) de generalidade em Vertebrata (isto é, Amniota). A presença de placenta é um caráter de alto nível de generalidade em Mammalia; a presença de coluna ereta é um caráter de pequeno nível de generalidade em Mammalia, restrita a *Homo sapiens*.

a determinação de polaridade baseada na freqüência é equivocada. Em Hexapoda, por exemplo, há muito mais espécies com asa que sem asa; em oposição, nesse mesmo grupo, a presença de escutelo em forma de um tubo alongado, bífido no ápice (como em certas espécies de Stratiomyidae, Diptera) é raríssima. A despeito disso, ambas as condições são apomórficas (em relação, respectivamente, à ausência de asa e ao escutelo curto). Na verdade, uma característica será mais comum ou mais rara em um grupo se seu surgimento deu-se mais recentemente ou há mais tempo na evolução do grupo (Fig. 2.5). Não é possível, *em nenhum caso*, utilizar a freqüência de uma condição de caráter *dentro de um grupo* como indicador de polaridade.

Amiúde, a questão foi também abordada de um ponto de vista "ecológico", resultando em enorme confusão: os caracteres derivados seriam aqueles "adaptativos". Levando às últimas conseqüências esse raciocínio, chega-se a absurdos! Em primeiro lugar, nunca foi proposto como identificar caracteres não adaptativos. Segundo, afirmar que condições plesiomórficas são inadaptativas implicaria em aceitar que as espécies com a condição plesiomórfica fossem menos adaptadas. No entanto, se isso fosse verdadeiro, elas não poderiam sobreviver ou, ao menos, não poderiam sobreviver bem. Como foi possível, então, que elas existissem até o surgimento da condição apomórfica? E como é possível que elas tenham continuado a existir? De fato, plesiomorfias e apomorfias são, ambas, adaptativas! Não devemos confundir uma questão evolutiva no nível populacional com um critério metodológico para determinar a polaridade de caracteres. Em uma mesma população, pares de alelos *eventualmente* podem apresentar sobrevivência diferencial, favorecendo um dos fenótipos homozigotos. Na ausência de outros processos evolutivos, isso pode levar à fixação de um dos alelos. Entretanto, esse raciocínio não se aplica à comparação entre espécies que possuem condições diferentes de uma estrutura. Se, nos vertebrados, por exemplo, a vida terrestre tivesse vantagem adaptativa sobre a vida aquática, não seria razoável esperar que ainda existissem vertebrados aquáticos. Na verdade, o número de espécies de peixes é superior ao de vertebrados terrestres. Assim, nem a freqüência de uma característica em um grupo, nem a suposta "superioridade adaptativa" de uma condição servem como indicadores da condição apomórfica de caracteres.

O sucesso do método filogenético dependeu, em grande parte, da capacidade de Willi Hennig responder à questão da polarização de caracteres. Um exemplo concreto facilita a compreensão do raciocínio envolvido. Analisemos os Coelomata. Nesse grupo, encontramos organismos metaméricos, como anelídeos e artrópodes, e não metaméricos, como moluscos, sipúnculos, equiúros e nemérteos. A condição metamérica do corpo é plesiomórfica ou apomórfica em relação à condição não metamérica? Uma condição é apomórfica se for *mais recente*. Logo, discernir condições plesiomórficas e apomórficas é determinar qual é, entre duas condições homólogas e diferentes entre si, a condição mais antiga. Se uma condição é apomórfica *dentro* de um grupo, então surgiu necessariamente *depois da origem* desse grupo. Isso implica que, na base da evolução do grupo, o que existia era a condição plesiomórfica, mas herdada de níveis ainda

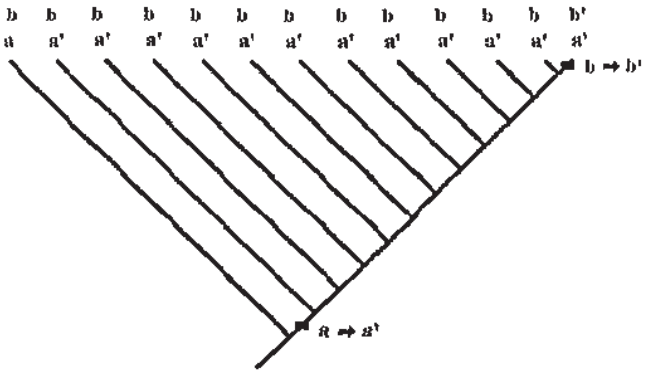


Figura 2.5. O fato de uma característica ser comum ou rara *dentro* de um grupo nunca pode ser tomada como indicador da polaridade do caráter. Os caracteres surgidos no início da evolução de um grupo apresentarão sua forma apomórfica relativamente comum (caráter a'); os caracteres surgidos mais recentemente na evolução de um grupo apresentarão sua forma apomórfica bastante rara (caráter b').

anteriores. É de se supor que outras espécies que descendem *desses mesmos níveis* anteriores e que não pertencem ao grupo em questão apresentem a mesma plesiomorfia, ainda que possam ter apomorfias de outras séries de transformações.

Assim, de um par de condições homólogas diferentes, em princípio, a plesiomórfica *é aquela que pode ser encontrada em grupos externos ao qual estamos analisando*. Nos grupos não celomados, a condição metamérica nunca aparece. Desse modo, é mais provável que o ancestral dos celomados fosse não metamérico e que a metameria tenha *surgido dentro da história do grupo*. Essa série de transformação fica assim polarizada:

não metaméricos \ metaméricos

Outros exemplos de polarização relativamente simples podem ser citados. Dentro dos Ecdysozoa –nome que se aplica aos Onychophora, Tardigrada, Pentastomida, Aschelminthes e Arthropoda– há grupos com pernas articuladas e grupos com lobos metaméricos não articulados (homólogos às pernas articuladas); fora dos Ecdysozoa, há apenas grupos com pernas não articuladas ("Polychaeta"), o que indica que a presença de pernas com artículos é apomórfica.

Desse modo, cada vez que temos duas condições homólogas diferentes entre si dentro de um grupo supostamente monofilético e queremos determinar qual deles é o apomórfico, temos que amostrar um conjunto de espécies externas ao grupo em foco que sejam utilizadas como termo de comparação –essas espécies devem apresentar, em princípio, a condição plesiomórfica para os caracteres levantados.

Esse é o *método de comparação com grupos externos* para a polarização de séries de transformação. O método foi apresentado um tanto quanto informalmente por Hennig (1966), mas foi gradualmente aperfeiçoado e aprofundado com os trabalhos de Watrous & Wheeler (1981), Wiley (1981), Nelson & Platnick (1981), Maddison, Donoghue & Maddison (1984) e, mais recentemente, Nixon & Carpenter (1993).

compreensão geral do método de polarização é relativamente simples, embora, como veremos, possam surgir problemas eventuais em sua aplicação.

Uma das críticas contra a polarização por comparação com grupos externos foi feita por Colless (1967), um dos grandes opositores da Sistemática Filogenética nas décadas de 60 e 70. Colless (1967), um feneticista com excelente embasamento técnico, observou que só é possível aplicar o método se existir uma hipótese *a priori* de monofilia para o grupo em estudo (dentro do qual ambas as condições são encontradas). Por exemplo, só é possível considerar apomórfica a condição dos pêlos em Mammalia com o apoio da hipótese de que os Amniota formam um grupo monofilético; só é possível considerar pernas articuladas uma condição apomórfica, porque havia uma hipótese de monofilia para os Panarthropoda (Ecdysozoa exceto Onychophora). Essas hipóteses prévias de monofilia dos grupos maiores, no entanto, só podem ser construídas estritamente, segundo o método filogenético, se forem encontradas sinapomorfias polarizadas pelo próprio método do grupo externo, o que exige uma hipótese anterior de monofilia de um grupo ainda maior. Em síntese, o raciocínio conduziria a uma regressão infinita.

A crítica de Colless (1967) pretendia mostrar que, na prática, haveria um raciocínio circular na polarização de caracteres utilizando o método filogenético e que, conseqüentemente, o próprio método seria inválido. O comentário de Colless (1967), é interessante, embora incorreto. A defesa do método filogenético foi feita a partir de uma discussão epistemológica. Hull (1970), um filósofo que desde o início da década de 60 se dedicou às Ciências Biológicas, em particular à Sistemática, demonstrou que, se uma hipótese inicial está errada, ela tende a levar, com o aumento dos estudos envolvendo o grupo, a um acúmulo de dados inconsistentes, indicando um erro de premissa que pode ser detectado. Assim, mesmo partindo de uma premissa inicial falsa, é possível haver uma retificação em um momento posterior. Se a premissa inicial for verdadeira, por outro lado, tende a haver um acúmulo gradual de dados congruentes, corroborando a decisão inicial. Isso é chamado de *iluminação recíproca.*

A crítica de Colless (1967) ao menos induz uma reflexão importante. A determinação da polaridade de caracteres utilizando grupos externos *sempre* se apoia sobre premissas, neste caso, de que o grupo interno é monofilético (ou, excepcionalmente, que os grupos internos e externos não sejam imbricados na filogenia). Premissas, no entanto, *sempre* precisam ser vistas criticamente. Assim, *não é possível iniciar um trabalho de análise filogenética sem antes procurar delimitar um suposto grupo monofilético maior, dentro do qual se pretende estudar as relações de parentesco.* Se tomarmos (por engano) um grupo não monofilético para estudo das relações filogenéticas entre seus táxons subordinados, a comparação de estruturas que variam dentro do grupo com falsos grupos externos pode trazer enormes complicações a uma análise! Isso cria uma confusão nos dados que só pode ser solucionada voltando à estaca zero, interrompendo o projeto e delimitando como táxon a ser estudado um grupo mais abrangente (ou menos abrangente) para o qual haja uma hipótese relativamente segura de monofilia. Assim, recomenda-se expressamente que *primeiro sejam resolvidas, ao menos de modo preliminar, as relações de parentesco em um nível mais abrangente, delimitando um grupo que seja monofilético,* para depois iniciar a análise apenas com os elementos que fazem parte desse grupo.

Alguns exemplos de polarização de caracteres utilizando grupos para os quais há hipóteses relativamente confiáveis de monofilia foram vistos acima, como Amniota e Ecdysozoa. Vejamos agora um caso, ainda que grosseiro, de polarização de caracteres utilizando um grupo que sabidamente não é monofilético. Na classificação original proposta por Lineu (1758) para os animais, havia a Classe Vermes. Esse grupo incluía quase todos os grupos vermiformes conhecidos à época, como anelídeos, nematódeos e platelmintos. É bastante claro, atualmente, que esse não é um grupo monofilético. Contudo, se o tomássemos por monofilético, teríamos problemas graves na determinação de polaridade de caracteres que variam dentro desse grupo. Por exemplo, entre seus membros encontramos indivíduos metaméricos (anelídeos) e não metaméricos (nematódeos) – fora de Vermes, também há indivíduos com ambas as condições. Dentro do grupo, há indivíduos com celoma (anelídeos) e sem celoma (platelmintos) –fora de Vermes, igualmente, encontramos as duas condições. Existem indivíduos com tubo digestivo completo (anelídeos e nematódeos) e incompleto (platelmintos) –em outros grupos, encontramos também as duas condições (moluscos e cnidários, respectivamente). Assim, há forte incongruência em várias características levantadas e as mesmas condições repetem-se dentro e fora do grupo. Se fossem características simples ou pouco numerosas, poderíamos pensar que fossem homoplasias (isto é, caracteres com evolução independente; veja adiante). Entretanto, a repetição dentro e fora do grupo das condições plesiomórficas e apomórficas de várias estruturas complexas, como celoma, metameria e tubo digestivo completo, serve de indício forte de que nossa premissa inicial, de monofilia de Vermes, estava errada. Seria necessário, nesse caso, abandonar o projeto inicial de análise de "Vermes", propriamente dito, para estudarmos, por exemplo, as relações entre os Bilateria, como um todo, ou de um grupo menor, como Platyhelminthes.

Às vezes, o grupo que pretendemos estudar já possui uma hipótese de monofilia publicada na literatura, obtida em um estudo filogenético mais abrangente. Isso permite iniciar de imediato a análise das relações entre seus grupos subordinados. No entanto, mesmo nos casos em que foi publicada uma filogenia que mostre a suposta monofilia de um grupo, é necessário manter uma visão crítica, avaliando se o trabalho foi bem feito. Há muitas situações, por outro lado, especialmente em grupos que não têm uma tradição de estudos filogenéticos, em que virtualmente nada foi feito. Nesses casos, é *necessário* proceder inicialmente a uma análise filogenética ao menos superficial em um nível mais abrangente, tentando determinar a monofilia do grupo que escolhemos para estudo, para apenas depois nos dedicarmos ao estudo do grupo, de modo que as séries de transformação dentro dele possam ser polarizadas corretamente.

Bibliografia Recomendada

ARCHIE, J.W. 1985. Methods for coding variable morphological features for numerical taxonomic analysis. *Syst. Zool. 34*:236-245.

BRYANT, H.N. 1991. The polarization of character transformations in phylogenetic systematics: Role of axiomatic and auxiliary assumptions. *Syst. Zool. 40*:433-445.

BUCKUP, P.A. & B.S. DYER. 1991. Transformation series analysis (TSA) is dependent on initial order of character states. *Syst. Zool. 40*:500-502.

CRACRAFT, J. 1981a. The use of functional and adaptive criteria in phylogenetic systematics. *Am. Zool. 21*:21-36.

DONOGHUE, M.J. & P.D. CANTINO. 1980. The logic and limitations of the outgroup substitution method for phylogenetic reconstructions. *Syst. Bot. 9*:112-135.

FARRIS, J.S. 1982a. Outgroups and parsimony. *Syst. Zool. 31*:328-334.

FINK, W.L. 1982. The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny. *Paleobiology 8*:254-264.

GOULD, S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Belknap, Harvard University Press, Cambridge, Mass.

HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill. University of Illinois Press.

HULL, D. 1970. Contemporary systematic philosophies. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 1*:19-54.

HUMPHRIES, C.J. (ed.). 1988. *Ontogeny and systematics*. Columbia University Press, New York.

KRAUS, F. 1988. An empirical characterization of the use of the ontogeny polarization criterion in phylogenetic inference. *Syst. Zool. 37*:106-141.

KLUGE, A.G. 1985. Ontogeny and phylogenetic systematics. *Cladistics 1*:13-27.

MABEE, P.M. 1989b. An empirical rejection of the ontogenetic polarity criterion. *Cladistics 5*:409-416.

MADDISON, W.P.; M.J. DONOGHUE & D.R. MADDISON. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool. 33*:83-103.

MIKEVITCH, M.F. 1982. Transformation series analysis. *Syst. Zool. 31*:461-478.

MIKEVITCH, M.F. & D. LIPSCOMB. 1991. Parsimony and the choice between different transformations for the same character set. *Cladistics 7*:111-139.

MIKEVITCH, M.F. & S.J. WELLER. 1990. Evolutionary character analysis: Tracing character change on a cladogram. *Cladistics 6*:137-170.

NELSON, G. 1978b. Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Syst. Zool. 27*:324-345.

NELSON, G. 1985. Outgroups and ontogeny. *Cladistics 1*:29-45.

PANCHEN, A.L. 1992. *Classification, evolution and the nature of biology*. Cambridge University Press, Cambridge.

DE PINNA, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics 7*:367-394.

RIEPPEL, O. 1979. Ontogeny and the recognition of primitive character states. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. 17*:57-61.

STEVENS, P.F. 1980. Evolutionary polarity of character states. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 11*:333-358.

SWOFFORD, D.L. & W.P. MADDISON. 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Math. Biosci. 87*:199-229.

WATROUS, L.E. & Q.D. WHEELER. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool. 30*(1):1-11.

WHEELER, Q.D. 1990. Ontogeny and character phylogeny. *Cladistics 6*:225-268.

WILEY, E.O. 1987. Approaches to outgroup comparison, pp. 173-191. *In*: HOVENKAMP *et al.* (eds.). *Systematics and evolution: A matter of diversity*. Utrecht University, Utrecht, The Netherlands.

Bibliografia Adicional

BOUDREAUX, H.B. 1979. *Arthropod phylogeny, with special reference to insects*. John Wiley & Sons, Rexdale, Ont.

CHAPPILL, J.A. 1989. Quantitative characters in phylogenetic analysis. *Cladistics 5*:217-234.

COLLESS, D.H. 1967. The phylogenetic fallacy. *Syst. Zool. 18*:289-295.

CRISCI, J.V. & T.F. STUESSY. 1980. Determining primitive character states for phylogenetic reconstruction. *Syst. Bot. 5*:112-135.

FARRIS, J.S. 1967. The meaning of relationships and taxonomic procedure. *Syst. Zool. 19*:83-92.

FARRIS, J.S. 1972. Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *Am. Nat. 106*:645-668.

FARRIS, J.S. 1981. Distance data in phylogenetic analysis, pp. 2-23. *In*: FUNK, V.A. & D.R. BROOKS (eds.), *Advances in Cladistics*. New York Botanical Garden, New York.

GHISELIN, M.T. 1984. "Definitions", "character", and other equivocal terms. *Syst. Zool. 33*:104-110.

GOLDMAN, N. 1988. Methods for discrete coding of morphological characters for numerical analysis. *Cladistics 4*:59-71.

HILLIS, D.M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 18*:23-42.

DE JONG, R. 1980. Some tools for evolutionary and phylogenetic studies. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. 18*:1-23.

KLUGE, A.G. 1988. The characterization of ontogeny, pp. 57-81. *In*: HUMPHRIES, C.J. (ed.), *Ontogeny and systematics*. Columbia University Press, New York.

LE QUESNE, W. 1974. The uniquely evolved character concept and its cladistic application. *Syst. Zool. 23*:513-517.

MABEE, P.M. 1989a. Assumptions underlying the use of ontogenetic sequences for determining character state order. *Trans. Am. Fish. Soc. 118*:151-158.

MADDISON, W.P. 1989. Reconstructing character evolution on polytomous cladograms. *Cladistics 5*:365-377.

MIKEVITCH, M.F. & C.M. MITTER. 1981. Treating polymorphic characters in systematics: A phylogenetic treatment of electrophoretic data, pp. 45-58. *In*: FUNK, V.A. & D.R. BROOKS (eds.), *Advances in cladistics. Proceedings of the first meeting of the Willi Hennig Society*. New York Botanical Garden, New York.

MOORE, G.W.; J. BARNABAS & M. GOODMAN. 1973. A method for constructing maximum parsimony ancestral amino acid sequences on a given network. *J. Theor. Biol. 38*:459-485.

OWEN, R. 1848. Report on the archetype and homologies of the vertebrate skeleton, pp. 169-340. *Reports of the 16th Meeting of the British Assoc. Adv. Sci.*, London.

PATTERSON, C. 1982c. Morphological characters and homology, p. 21-74. *In*: JOYSEY, K.A. & A.E. FRIDAY (eds.), *Problems of phylogenetic reconstruction*. London, Academic Press.

REMANE, A. 1952. *Die Grundlage des natürlischen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematick. I*. Leipzieg.

RIEPPEL, O. 1990. Ontogeny - A way forward for systematics, a way backward for phylogeny. *Biol. J. Linn. Soc. 39*:177-191.

THOMPSON, E.A. 1986. Likelihood and parsimony: Comparison of criteria and solution. *Cladistics 2*: 43-52.

WESTON, P.H. 1988. Indirect and direct methods in systematics, pp. 27-56. *In*: HUMPHRIES, C.J. (ed.), *Ontogeny and Systematics*. Columbia University Press, New York.

WHEELER, Q.D. 1981. The ins and outs of character analysis: A response to Crisci and Stuessy. *Syst. Bot. 6*:297-306.

EXERCÍCIOS

1. Homologia

1.1. Liste dez casos de *estruturas* homólogas e idênticas entre *espécies* de grupos bastante próximos. Exemplo: dente canino do cão e dente canino do gato doméstico (a expressão "grupos bastante próximos" é, evidentemente, relativa; também, o conceito de estruturas "idênticas" é relativo).

1.2. Liste dez casos de *estruturas* homólogas e idênticas entre *espécies* de grupos relativamente distantes. Exemplo: *presença de carioteca nas células humanas e carioteca em* Plasmodium falciparum.

1.3. Liste dez casos de *estruturas* homólogas diferentes em *grupos* próximos. Exemplo: *peças bucais picadoras-sugadoras em Phlebotominae e peças bucais lambedoras-sugadoras em Psychodinae.*

1.4. Liste dez casos de *estruturas* homólogas e diferentes em grupos distantes. Exemplo: *flores com seis pétalas em Palmae e flores com cinco pétalas em Orchidaceae.*

1.5. Procure redigir uma definição formal de homologia, sem

recorrer ao conteúdo anterior do livro. Compare sua definição com o que foi apresentado acima.

2. PLESIOMORFIA, APOMORFIA E SÉRIES DE TRANSFORMAÇÕES

2.1. Proponha dez exemplos de pares de condições homólogas e diferentes que pareçam respectivamente plesiomórfica e apomórfica. Exemplo: *placas epidérmicas em forma de escama / placas epidérmicas em forma de pena.*

2.2. Proponha dez exemplos de pares de condições homólogas e diferentes, determinando as condições plesiomórfica e apomórfica, com a justificativa para as decisões sobre a polaridade dos caracteres (isto implica na aceitação inicial de um grupo monofilético maior, no qual ambas as condições são encontradas, para fazer comparações com espécies externas ao grupo). Exemplo: *estádios jovens (ninfas) semelhantes ao adulto na forma geral do corpo / estádios jovens (larvas) diferentes do adulto na forma geral do corpo; ambas as condições são encontradas dentro de Pterygota; fora de Pterygota, os jovens são semelhantes aos adultos.*

2.3. Proponha dez exemplos de séries de transformações com três ou mais passos, justificando a escolha da condição plesiomórfica e das sucessivas condições apomórficas. Exemplo: *número grande de vértebras na cauda em* Reptiliformes, *número médio em* Archaeopteryx *e poucas vértebras caudais nas aves recentes. Fora do grupo monofilético 'Crocodylia+Aves', o número de vértebras caudais é alto; esse número mantém-se alto em crocodilianos, apresenta uma redução em* Archaeopteryx *e um número ainda menor nas aves recentes.*

2.4. Procure redigir uma definição formal de plesiomorfia e apomorfia sem recorrer ao livro. Compare suas definições com as do texto.

3. SIMPLESIOMORFIAS, SINAPOMORFIAS E ARQUEOMORFIAS

3.1. Cite dez casos de simplesiomorfias, indicando qual é a condição plesiomórfica, qual é a condição apomórfica correspondente e qual é o grupo que compartilha aquela condição plesiomórfica particular. Exemplo: *condição quadrúpede, compartilhada por todos os grupos recentes de Tetrapoda exceto o homem e as aves; a condição bípede nesses dois grupos é homoplástica.*

3.2. Cite dez casos de sinapomorfias, indicando a condição plesiomórfica correspondente e o grupo monofilético que compartilha a condição apomórfica. Exemplo: *a presença de tubo digestivo completo –apomórfico em relação ao tubo digestivo com uma única abertura– é sinapomórfica para os Coelomata.*

3.3. Cite dez casos de arqueomorfias, indicando o nível para o qual o caráter é, de fato, sinapomórfico. Exemplo: *a presença de bico córneo em Passeriformes é uma arqueomorfia, uma vez que esse caráter é sinapomórfico para Aves.*

3.4. Proponha dez casos de problemas não resolvidos (ao menos em seu conhecimento) de generalidade de caracteres ou de séries de transformação, indicando uma determinada condição de um caráter e o grupo maior onde o caráter ocorre. Exemplo: *Pétala mediana igual às demais / pétala mediana inferior modificada em relação às outras quatro (Orchidaceae).*

3.5. Proponha definições formais para simplesiomorfias, sinapomorfias e homoplasias e compare com o texto do livro nos capítulos correspondentes.

Capítulo 3
Forma e Agrupamentos Taxonômicos: Grupos Monofiléticos e Merofiléticos

"Com respeito aos animais em geral, algumas partes ou órgãos são comuns a todos, como foi dito, e algumas são comuns a gêneros particulares." (Aristóteles, *Historia Animalium*, Livro II, 1)

Vimos, no capítulo anterior, a metodologia de polarização de caracteres, isto é, como ordenar temporalmente condições homólogas diferentes entre si. Contudo, não vimos ainda a conexão entre o conhecimento sobre a evolução dos caracteres e o conhecimento sobre as relações de parentesco entre as espécies.

A questão que se apresenta, então, é: *Como inferir uma filogenia a partir de séries de transformações polarizadas?*

De certo modo, a resposta a esta pergunta já foi inserida no capítulo anterior e é uma dedução a partir do conhecimento básico disponível de evolução. Um caráter não se modifica de uma maneira difusa no espaço e no tempo. Um evento de mutação –a origem de uma condição apomórfica a partir de uma condição plesiomórfica preexistente– ocorre em uma situação muito precisa nas células gaméticas de um único indivíduo de uma população. É necessário lembrar que a maioria absoluta das mutações surgidas se perde: as que ocorrem em células somáticas desaparecem com a morte do indivíduo; a maior parte das mutações em células gaméticas deve ser deletéria; a imensa maioria dos gametas transportando mutações não deletérias simplesmente não chegam à fecundação; e uma parte dos gametas portadores de novas mutações que chegam à fecundação pode ser eliminada por deriva genética ou por seleção. Assim, apenas uma pequena fração do número total de mutações ocorridas em cada população chega a fixar-se.

A fixação de um novo alelo, eliminando o alelo pré-existente, por sua vez, implica no aparecimento de uma condição nova na população, que será transmitida a todos os indivíduos de todas as gerações futuras. Será transmitida também às subpopulações em caso de essa população (ou espécie) inicial se fragmentar. Assim, toda a descendência dessa espécie será portadora da condição apomórfica que nela se originou.

Esse raciocínio pode ser visto, agora, no sentido inverso. *O conjunto de todas as populações atuais cujos indivíduos portam uma característica apomórfica devem ser descendentes de uma população ancestral comum a elas e (exclusiva delas) na qual essa condição apomórfica surgiu.*

Essa é a essência do método filogenético. *Apomorfias compartilhadas são indícios de ancestralidade comum exclusiva*, ou seja, de monofilia. É necessário considerar que sejam apenas indícios, pois, ao longo da análise, pode-se concluir que a mesma apomorfia surgiu mais de uma vez independentemente (veja Capítulo 4).

O discernimento entre caracteres plesiomórficos e apomórficos começou a resolver problemas antigos da Sistemática. Lineu e os demais sistematas antes de Hennig lidavam com a diversidade biológica reunindo espécies com base em *semelhanças*. Antes de Darwin, essa semelhança era explicada por essências compartilhadas; depois de Darwin, como um reflexo de um processo de conexão de espécies atuais em espécies ancestrais. O método, no entanto, era o mesmo. Com o desenvolvimento do método filogenético, foi possível perceber que "semelhanças" entre espécies podem ser de dois tipos: plesiomórficas ou apomórficas (no Capítulo 4 serão vistos os casos de homoplasia). Agora, é possível compreender o motivo de tantas disputas entre os sistematas: para formar a classificação de um mesmo grupo, autores diferentes utilizam, para diferentes níveis, plesiomorfias ou apomorfias distintas para formar táxons, o que acaba por gerar classificações finais discordantes. É interessante que alguns autores, sem poder discernir entre plesiomorfias e apomorfias (e, dentre estas, entre sinapomorfias e homoplasias), responsabilizavam a evolução pelo padrão "confuso" de semelhanças.

O método de reconstrução filogenética, resumidamente, é um sistema para listar sinapomorfias e, assim, delimitar grupos monofiléticos. Revejamos alguns dos exemplos já citados e outros novos: a *presença de flores* em plantas é tomada como uma condição apomórfica em relação à presença de órgãos reprodutivos não dispostos em uma estrutura como essa, de modo que o conjunto de espécies que apresentam flor *deve corresponder a um grupo monofilético*. A presença de vértebras deve ser uma condição apomórfica, de modo que os Vertebrata devem ser um grupo monofilético. A presença de celoma deve ser uma sinapomorfia de Coelomata, que seria, assim, um grupo monofilético. A monofilia das Angiospermas é sugerida pela presença de frutos. A presença de carioteca deve ser uma sinapomorfia do grupo monofilético Eucarya. A presença de asas é indício da monofilia de Pterygota (Insecta) e a presença de apenas um par de asas (em relação a dois pares) é sinapomórfica para Diptera. A presença de rádula é uma

evidência da monofilia de Mollusca.

As classificações tradicionais contêm dezenas de milhares de gêneros, famílias e outros tantos táxons em níveis mais elevados. Muitos táxons das classificações tradicionais parecem ser mesmo monofiléticos –Vertebrata, Arthropoda, Hexapoda, Echinodermata, Metazoa, Angiospermas etc. Antes do desenvolvimento do método filogenético, no entanto, a conclusão de que esses grupos fossem monofiléticos era apenas uma aproximação feita com base em semelhança. Apenas o uso de um método filogenético rigoroso pôde demonstrar, com base em sinapomorfias, a monofilia de cada um desses grupos.

Existem também, por outro lado, inúmeros grupos monofiléticos que não fazem parte das classificações tradicionais. Alguns desses grupos já foram referidos em estudos de morfologia comparada, mas não foram propostos formalmente. Existem ainda, no entanto, milhões de outros grupos monofiléticos sobre os quais jamais houve sequer suspeita de sua existência na literatura e que só serão descobertos à medida que forem feitas análises filogenéticas dos grupos. De fato, o número de grupos monofiléticos por descobrir deve ser muito maior que os já descobertos na literatura. Isso se deve ao fato de que as classificações tradicionais eram muito superficiais e propunham apenas um número limitado de níveis para as relações entre os grupos. Finalmente, muitos dos táxons das classificações tradicionais *não* correspondem a grupos monofiléticos.

É possível fazer uma estimativa geral do número de grupos monofiléticos existentes na natureza considerando o número total de espécies existentes. Cada par de espécies "irmãs" atuais tem uma espécie ancestral comum exclusiva delas; essas duas espécies, que formam um pequeno grupo monofilético, podem formar um grupo monofilético maior com uma terceira espécie (tendo, juntas, uma espécie ancestral exclusiva das três). Essas três, por sua vez, poderiam formar um grupo monofilético ainda mais abrangente, com um outro par de espécies que, juntas, formariam também um pequeno grupo monofilético. Essas cinco espécies teriam um total de quatro espécies ancestrais. A Figura 3.1 ilustra um caso hipotético com dez espécies terminais. Para essa filogenia, existem os grupos monofiléticos no Quadro 3.1.

A regra geral é que um grupo com n espécies recentes e que tenha sofrido apenas divisões dicotômicas tem n-1 espécies ancestrais. O mesmo raciocínio aplica-se para a um cladograma em que os táxons terminais não são espécies recentes, mas grupos supra-específicos; para n táxons terminais, há n-1 espécies ancestrais. A cada espécie ancestral, por sua vez, corresponde um grupo monofilético, o qual inclui ela própria e o conjunto de todas as suas espécies descendentes. Levando-se em conta todas as espécies recentes e fósseis existentes, pode-se estimar o número total de grupos monofiléticos existentes para todos os seres vivos em algumas dezenas de milhões.

Note que, quando se faz uma afirmação sobre as relações de parentesco entre espécies, é necessário afirmar que um determinado grupo tem uma espécie ancestral comum *exclusiva*. Isto é indispensável, porque, uma vez admitida uma origem única da vida na Terra, *quaisquer duas espécies terão ao menos uma espécie ancestral comum*. Ou seja, afirmar que

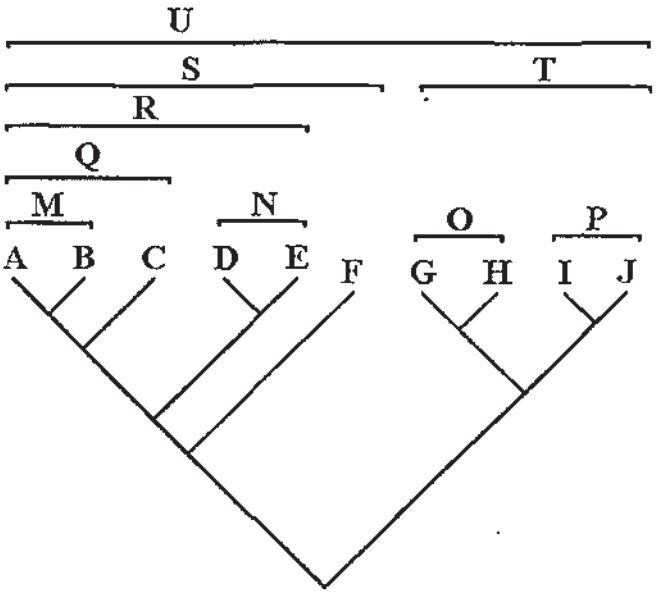


Figura 3.1. Filogenia de um grupo hipotético com 10 espécies recentes, indicando os nove únicos grupos monofiléticos supraespecíficos existentes para esse táxon.

"duas espécies têm uma espécie ancestral comum" apenas reafirma o paradigma filogenético. Papagaios e formigas, anêmonas e margaridas, amebas e elefantes têm espécies ancestrais comuns, mas que não são exclusivas desses pares. Essa seria uma afirmação filogenética não informativa. Por outro lado, se afirmarmos que "duas espécies têm uma espécie ancestral comum exclusiva", estaremos afirmando que deve ter existido uma espécie ancestral que se dividiu, gerando essas duas *e apenas essas duas espécies* (ao menos dentro do rol das espécies conhecidas). A Figura 3.2 ilustra essas situações.

Convém, agora, introduzir o conceito de táxon (que voltará a ser tratado, com mais vagar, no Capítulo 8). Está-se tratando, neste capítulo, como vimos acima, não mais de caracteres isoladamente, mas de *espécies* ou *grupos de espécies* que compartilham determinadas características. Em uma definição geral, TÁXON é *qualquer classe cujos elementos são organismos reunidos com base em semelhanças*, seja uma espécie, uma parte de uma espécie (uma população ou subespécie) ou um agrupamento de espécies (um grupo supraespecífico, monofilético ou não).

As serpentes, em seu conjunto, formam um táxon. O

Quadro 3.1. Grupos monofiléticos existentes nos vários níveis da filogenia da Figura 3.1. Os grupos A-J são denominados grupos ou táxons *terminais*; os grupos M a U são chamados grupos *inclusivos*.

A B	M = {A, B}
C D	N = {D, E}
E F	O = {G, H}
G H	P = {I, J}
I J	Q = {A, B, C} ou Q = {M, C}
	R = {A, B, C, D, E}
	S = {A, B, C, D, E, F}
	T = {G, H, I, J}
	U = {A, B, C, D, E, F, G, H, I, J}

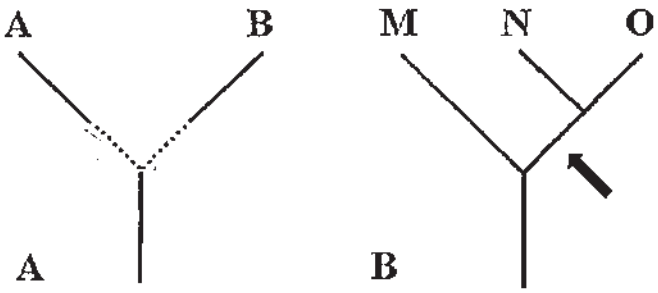


Figura 3.2. Dois tipos de afirmação sobre relações filogenéticas entre espécies. A. Asseveração não informativa sobre ancestralidade comum *exclusiva*, uma vez que, admitindo-se origem única da vida, quaisquer duas espécies têm uma espécie ancestral comum em algum nível. B. Indicação objetiva de que existe uma espécie ancestral de N e O, indicada pela seta, que não é ancestral de M; ou seja, N e O são filogeneticamente mais próximas entre si que qualquer uma delas em relação a M ou em relação a qualquer outra espécie.

conjunto dos tucanos, do mesmo modo, corresponde a um táxon. A totalidade das anêmonas-do-mar forma um táxon, assim como os polvos, ou os insetos, ou as moscas, ou os moluscos de modo geral ou os cetáceos. Os primatas, o homem incluso, formam um táxon. Os primatas sem o homem também formariam um táxon. "Vermes", de Lineu, também corresponde a um táxon. O conjunto de todas as espécies que voam por moto próprio também poderiam compor um táxon: aves, morcegos, insetos, pterossauros, peixe-voador. Todos esses táxons são agrupamentos *legítimos*. Uma questão diversa dessa, e que será discutida posteriormente, é se esses táxons devem fazer parte das classificações e receber um nome ou se são úteis.

Os táxons podem ser discernidos, entre outros critérios, pelo tipo de *relações de parentesco* existentes entre as espécies que os compõem[1]. Denomina-se GRUPO MONOFILÉTICO (ou táxon monofilético) (do grego μονος, só, único + φυλον, raça, tribo, classe) *um conjunto de espécies incluindo uma ancestral e todas as suas espécies descendentes*. Esse tipo de agrupamento às vezes é denominado HOLOFILÉTICO (do grego ὁλος, todo, inteiro) (Ashlock, 1971, 1972; Bernardi, 1981), pois o termo monofilético havia sido utilizado, antes da Sistemática Filogenética, em um sentido diferente, menos preciso. O uso mais freqüente do termo na literatura recente no sentido dado por Hennig (1966) parece justificar sua aceitação.

Outras definições foram dadas para o termo "monofilético", mas algumas delas resultam em conceitos que levam a contradições: "Grupo em que todas as espécies são mais aparentadas entre si do que com quaisquer outras", "Grupo que inclui todas as espécies descendentes de uma espécie ancestral" e "Grupo de espécies descendentes de uma espécie ancestral comum só a elas" (veja Bernardi, 1981). Em algumas dessas definições, a espécie ancestral de todo o grupo não é incluída no grupo monofilético. A definição mais aceita é aquela dada acima.

Por outro lado, como foi comentado, um táxon na literatura pode não corresponder a um agrupamento monofilético. Ou seja, suas espécies podem não ter uma espécie ancestral comum que seja *exclusiva* delas. Houve disputa também quanto aos nomes a serem utilizados para esses agrupamentos (veja adiante, grupos para- e polifiléticos). Bernardi (1981) resolveu satisfatoriamente a disputa criando o termo MEROFILÉTICO (do grego μερος, parte, porção) para qualquer grupo que não corresponde a um agrupamento monofilético. Um táxon merofilético corresponde *a um grupo monofilético maior do qual se retirou um grupo monofilético menor ou um grupo merofilético menor*. Ou seja, um grupo merofilético é o que sobra de um grupo monofilético quando se retiram uma ou mais de suas espécies descendentes.

É interessante observar que, para uma dada filogenia, há uma única maneira possível de construir agrupamentos monofiléticos para os vários níveis incluídos. Contudo, há maneiras distintas de construir agrupamentos que incluam grupos merofiléticos. A Figura 3.3 fornece um exemplo de uma filogenia com seis espécies terminais. O único conjunto existente de táxons monofiléticos reunindo táxons terminais está no Quadro 3.2. Esses agrupamentos formam um conjunto consistente, no sentido de que, alternativamente: (1) um grupo é inteiramente incluído em outro (por exemplo, P e N); ou (2) nenhum elemento de um grupo faz parte de outro grupo (a não ser que haja uma relação de inclusão) (por exemplo, P e Q).

Por outro lado, para essa mesma filogenia, podem ser construídos 46 táxons merofiléticos diferentes (Quadro 3.3). Nenhum deles tem uma espécie ancestral exclusiva. A importância dessa constatação ficará realçada quando forem discutidos os critérios para a construção de um sistema de classificação.

Nas classificações biológicas propostas desde o século XVIII, há táxons merofiléticos. Alguns deles foram eliminados das classificações antes mesmo do desenvolvimento do método filogenético, pois a falta de "proximidade" entre seus membros era muito evidente e implicava em agrupamentos muito heterogêneos. O caso dos "Vermes", de Lineu, talvez seja o mais típico. Muitos outros, no entanto, foram mantidos e defendidos como agrupamentos úteis mesmo depois da disponibilidade de um método filogenético. "Pisces", por exemplo, compõem um táxon merofilético. Fazem parte desse grupo os Agnatha (lampreias e bruxas), Chondrichthyes (tubarões e arraias), Actinopterygii (peixes ósseos) e Dipnoi ("peixes" pulmonados). A verificação da condição merofilética desse grupo, no entanto, só foi confirmada quando se demonstrou que uma parte dos membros desse grupo tinha maior parentesco com grupos que *não* pertenciam a Pisces do que com certos membros do próprio grupo. Ou seja, quando foi demonstrado que: (1) os "peixes" pulmonados –que eram incluídos em "Pisces"– eram filogeneticamente mais próximos dos Tetrapoda que dos demais membros de "Pisces"; (2) que os "peixes" ósseos tinham um ancestral comum com os "peixes" pulmonados e com os tetrápodes e que não era ancestral dos "peixes" cartilaginosos e agnatos; e (3) que os "peixes" cartilaginosos têm um ancestral comum com os "peixes" ósseos, os pulmonados e os tetrápodes, que não é ancestral dos agnatos. De fato, "Pisces" corresponde ao táxon "Vertebrata exceto

[1] Existe uma certa disputa sobre os nomes a serem aplicados a cada tipo de agrupamento taxonômico; a terminologia mais utilizada em trabalhos de Sistemática Filogenética é seguida aqui.

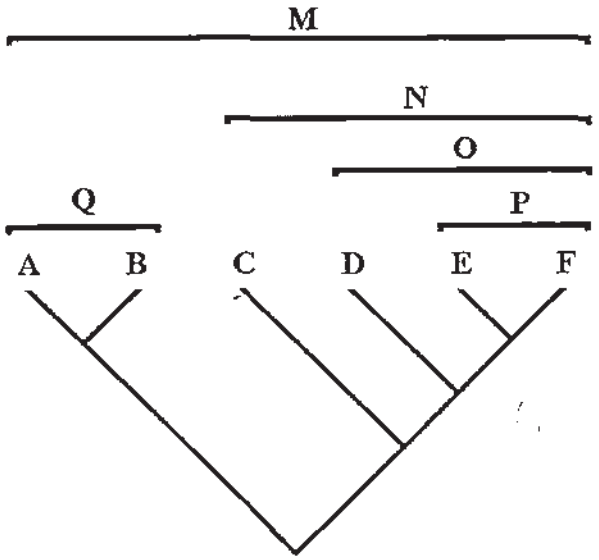


Figura 3.3. Filogenia de um grupo hipotético com seis espécies. Há apenas cinco táxons supraespecíficos que correspondem a grupos monofiléticos nessa filogenia. Há 46 outros táxons supra-específicos que poderiam ser construídos a partir dessa mesma filogenia, que correspondem a grupos merofiléticos (veja texto).

Tetrapoda".

Os "Reptilia" também formam um grupo merofilético: foi demonstrado que Crocodylomorpha forma um grupo monofilético com Aves (chamados Archosauria), e não com os demais integrantes dos répteis. "Reptilia", na verdade, corresponde a "Amniota exceto Aves e Mammalia". Na Figura 3.4, está uma das filogenias recentes aceitas para os Amniota, que mostra as relações de parentesco entre seus grupos principais, com a indicação dos táxons da classificação tradicional.

Outros exemplos de grandes grupos merofiléticos tradicionais são Apterygota (dentro de Insecta), Crustacea, Invertebrata, Protoctista, Algae, Bryophyta, Pteridophyta,

Quadro 3.2. Único conjunto de táxons monofiléticos existentes para uma filogenia qualquer com seis táxons terminais.

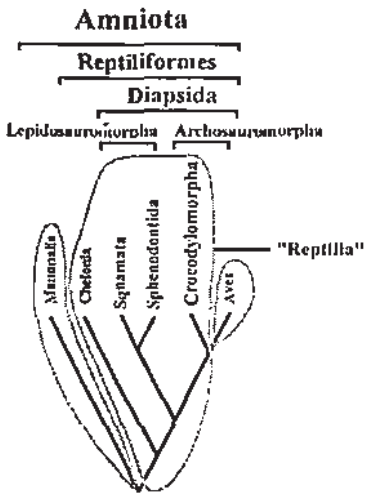
M = {A, B, C, D, E, F}
N = {C, D, E, F}
O = {D, E, F}
P = {E, F}
Q = {A, B}

Gymnospermae, Polychaeta, Turbellaria, Nematocera (Diptera), Orthoptera etc. Em todos esses casos, foi demonstrado que o grupo corresponde ao que resta de um grupo monofilético maior do qual foram retirados um ou mais grupos menores.

Hennig (1966) definia dois tipos de agrupamentos não monofiléticos: PARAFILÉTICOS e POLIFILÉTICOS. Ele propunha que *grupos parafiléticos seriam táxons cujos* caracteres diagnósticos *são simplesiomorfias; grupos polifiléticos seriam táxons cujos* caracteres diagnósticos *são homoplasias*. Ou seja, um grupo seria considerado para- ou polifilético dependendo das semelhanças compartilhadas pelos membros do grupo e não das relações de parentesco existentes entre suas espécies. Para outros autores, porém, as definições de grupo parafilético e polifilético deveriam estar baseadas nas relações filogenéticas exibidas entre as espécies e não nos caracteres compartilhados (veja Nelson, 1971; Farris, 1974; Platnick, 1977a). Bernardi (1981) procurou redefinir esses agrupamentos do seguinte modo: grupos parafiléticos são *grupos merofiléticos que resultam da exclusão de um ou mais grupos monofiléticos do menor grupo monofilético de que fazem parte;* por outro lado, grupos polifiléticos são *grupos merofiléticos que resultam da exclusão de pelo menos um grupo parafilético do menor grupo monofilético de que fazem parte*. Na Figura 3.4, a exclusão de Aves e Mammalia do grupo monofilético maior Amniota resulta em um táxon merofilético parafilético, Reptilia. Na Figura 3.5, a exclusão do grupo parafilético Z do grupo monofilético X resulta em um grupo merofilético polifilético.

Quadro 3.3. Grupos merofiléticos possíveis reunindo subgrupos da filogenia da Figura 3.2. Nenhum desses grupos corresponde a um táxon que inclui uma espécie ancestral e todas as suas descendentes.

X1 = {A, B, C, D, E}	X18 = {B, C, E}	X35 = {B, F}
X2 = {A, B, C, D, F}	X19 = {B, C, F}	X36 = {C, D}
X3 = {A, B, D, E, F}	X20 = {B, D, E}	X37 = {C, E}
X4 = {A, C, D, E, F}	X21 = {B, D, F}	X38 = {C, F}
X5 = {B, C, D, E, F}	X22 = {B, E, F}	X39 = {D, E}
X6 = {A, B, C, D}	X23 = {A, B, C, E}	X40 = {D, F}
X7 = {A, B, C}	X24 = {A, B, C, F}	X41 = {A, C, D, E}
X8 = {A, B, D}	X25 = {A, B, D, E}	X42 = {A, C, D, F}
X9 = {A, B, E}	X26 = {A, B, D, F}	X43 = {A, D, E, F}
X10 = {A, B, F}	X27 = {A, B, E, F}	X44 = {B, C, D, E}
X11 = {A, C, D}	X28 = {A, C}	X45 = {B, C, D, F}
X12 = {A, C, E}	X29 = {A, D}	X46 = {B, D, E, F}
X13 = {A, C, F}	X30 = {A, E}	
X14 = {A, D, E}	X31 = {A, F}	
X15 = {A, D, F}	X32 = {B, C}	
X16 = {A, E, F}	X33 = {B, D}	
X17 = {B, C, D}	X34 = {B, E}	



Amniota = (Mammalia + Chelonia + Squamata + Sphenodontida + Crocodylomorpha + Aves)
Reptiliformes = (Chelonia + Squamata + Sphenodontida + Crocodylomorpha + Aves)
Diapsida = (Squamata + Sphenodontida + Crocodylomorpha + Aves)
Lepidosauromorpha = (Squamata + Sphenodontida)
Archosauromorpha = (Crocodylomorpha + Aves)

Figura 3.4. Filogenia proposta para os grupos maiores de Amniota (à esquerda) e a classificação filogenética do grupo (à direita). As classificações tradicionais incluem em Amniota três Classes: "Reptilia", Aves e Mammalia, circundados na filogenia. Os estudos das relações filogenéticas entre os Amniota mostraram que os chamados "répteis" não formam um grupo monofilético. Diapsida forma um grupo monofilético com Aves e Mammalia e não com os Chelonia. Os Crocodylomorpha formam um grupo monofilético com as Aves e não com os Lepidosauromorpha. "Reptilia", assim, corresponde aos próprios Amniota sem Aves e Mammalia.

A maior parte dos exemplos de grupos merofiléticos dados acima corresponde, segundo a definição de Bernardi (1981), a grupos merofiléticos parafiléticos. Como veremos, algumas escolas defendem a manutenção de grupos merofiléticos parafiléticos nas classificações, mas são muito poucos os autores que aceitam táxons merofiléticos polifiléticos nas classificações.

É necessário observar que, sem uma análise filogenética bem feita, não é possível fazer senão uma aproximação grosseira se um determinado grupo é ou não monofilético (ou merofilético). Como vimos, a organização da diversidade com base em semelhança simples foi útil até agora, mas produziu inúmeros equívocos evolutivos sobre agrupamentos. As chances de análises de semelhança produzir uma estrutura idêntica à filogenia são ínfimas (veja Capítulo 6). Apenas uma análise filogenética cuidadosa poderá demonstrar as relações de parentesco entre as espécies. Nas atuais classificações, ainda há muitos táxons merofiléticos em todos os níveis.

Bibliografia Recomendada

Ashlock, P.D. 1971. Monophyly and associated terms. *Syst. Zool. 20*:63-69.
Ashlock, P.D. 1972. Monophyly again. *Syst. Zool. 21*:430-438.

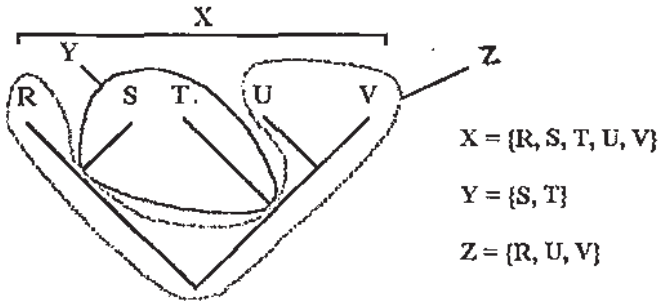


Figura 3.5. Filogenia de um grupo monofilético hipotético X. Dois táxons não-monofiléticos foram criados: o táxon merofilético polifilético Y é o que resta quando se retira do grupo monofilético maior X o grupo merofilético parafilético Z.

Bernardi, N. 1981. Phylogenetic relationships, monophyletic group and related concepts. *Revta. bras. Entom.* 25(4):323-326.
Farris, J.S. 1974. Formal definition of paraphyly and polyphyly. *Syst. Zool. 23*:548-554.
Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill. University of Illinois Press.
Nelson, G. 1971. Paraphyly and polyphyly: Redefinition. *Syst. Zool. 20*:471-472.
Nelson, G. 1973a. Monophyly again? A reply to P.D. Ashlock. *Syst. Zool. 22*:310-312.
Platnick, N.I. 1977a. Paraphyletic and polyphyletic groups. *Syst. Zool. 26*:195-200.

Bibliografia Adicional

Ashlock, P.D. 1984. Monophyly: Its meaning and importance. *In*: Duncan, T. & T.F. Stuessy (eds.), *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia University Press, New York.
Hull, D. 1964. Consistency and monophyly. *Syst. Zool. 13*:1-11.
Nelson, G. 1972. Phylogenetic relationship and classification. *Syst. Zool. 21*(2):227-231.

EXERCÍCIOS

4. Grupos monofiléticos e grupos merofiléticos

4.1. Cite vinte grupos monofiléticos, indicando uma ou mais sinapomorfias que sustentam a suposição de monofilia. Exemplo: *os Eumetazoa são monofiléticos, uma vez que todas as espécies nele incluídas possuem células diferenciadas para funções nervosas, contratoras, digestoras etc., organizadas em tecidos.*

4.2. Tente encontrar três grupos monofiléticos que não fazem parte ao menos das classificações mais antigas. Exemplo: *o conjunto das espécies que apresenta sistema digestivo completo, envolvendo os nematódeos, equinodermos, moluscos, anelídeos, artrópodes, cordados e alguns filos menores.*

4.3. Cite dez casos de táxons merofiléticos existentes na literatura tradicional (mesmo que hoje não sejam mais aceitos pela maioria dos autores ou que não existam formalmente) e justifique a suposição de merofilia. A justificativa é sempre pela demonstração de que parte do táxon merofilético forma um grupo monofilético com um outro grupo. Exemplo: *os*

invertebrados formam um grupo merofilético, uma vez que os equinodermos e os hemicordados, que são invertebrados, forma um grupo monofilético com os Vertebrata.

4.4. Construa cinco grupos merofiléticos, utilizando características simplesiomórficas ou homoplásticas. Note que não é suficiente encontrar uma simplesiomorfia para caracterizá-lo como parafilético, mas que haja um grupo monofilético que reúna parte desse grupo e outro grupo externo a ele. Exemplo: *o grupo "Apterozoa", incluindo como subgrupos os quelônios, mamíferos, lacertílios, serpentes e crocodilianos. A plesiomorfia compartilhada é a ausência de asa; os crocodilianos, que fazem parte desse grupo "Apterozoa", sabidamente formam um grupo monofilético com as aves.*

4.5. Redija definições formais de grupos monofiléticos e merofiléticos, sem recorrer ao conteúdo anterior do livro. Compare as definições propostas com aquelas utilizadas acima.

Capítulo 4
Semelhanças compartilhadas: sinapomorfias e homoplasias, simplesiomorfias e reversões

"Uma vez mais, temos que lidar com animais cujas partes não são idênticas na forma ou tampouco idênticas salvo por diferenças no sentido de excesso ou defeito: elas são semelhantes apenas no sentido da analogia, como, por exemplo, o osso é apenas análogo à espinha de peixes, unha a casco, mão a garra e escama a pena." (Aristóteles, *Historia Animalium*, Livro I, 1).

Nos dois últimos capítulos, vimos os conceitos de plesiomorfia e apomorfia, série de transformações, método de polarização de diferentes condições de um caráter e compartilhamento das condições plesiomórficas e apomórficas por grupos de espécies, indicando, no caso de sinapomorfias, a condição monofilética de um agrupamento.

Se cada caráter apomórfico surgisse apenas uma vez, não haveria dificuldade na reconstrução da filogenia dos organismos. Embora seja difícil polarizar alguns caracteres, em geral a determinação de polaridade não é a etapa mais difícil na análise, especialmente com uma boa amostragem de grupos externos. Se as dificuldades da análise fossem apenas essas, a análise filogenética seria bastante simples. Com algumas poucas premissas gerais sobre evolução, poderíamos assumir, por exemplo, que a condição procariótica é plesiomórfica e criar um grupo monofilético, os Eucarya. A partir daí, pelo menos a história das relações filogenéticas dos eucariotos poderia ser reconstituída sem dificuldades. Conclusões acertadas sobre grupos monofiléticos menores dependeriam exclusivamente da interpretação das homologias (esse, de fato, é um problema mais difícil) e da polarização dos caracteres. Na prática, porém, a análise filogenética não é tão fácil. A evolução biológica foi relativamente cruel com os sistematas. Em muitos casos, uma mesma condição apomórfica pode surgir mais de uma vez independentemente, gerando conflito entre os dados e problemas para a análise. De maneira genérica, esses casos são conhecidos como paralelismos ou convergências, e denominados, em conjunto, "homoplasias" (veja definição, abaixo).

Para a análise filogenética, as conseqüências do aparecimento independente das mesmas características derivadas são profundas. Acima, vimos que o simples compartilhamento de semelhanças entre os táxons não é evidência de maior proximidade filogenética. O motivo é que, entre as semelhanças, além das sinapomorfias, há as plesiomorfias e arqueomorfias, que não são indícios de ancestralidade comum exclusiva. *A evolução independente de caracteres, no entanto, faz com que mesmo os casos de compartilhamento de apomorfias não possam ser vistos como indícios definitivos de ancestralidade comum exclusiva.* Ou seja, em princípio, não se sabe se as apomorfias compartilhadas surgiram uma única vez (e são sinapomorfias) ou mais de uma vez (e são homoplasias). Essa talvez seja a origem das maiores dificuldades, atualmente, nas análises filogenéticas. A diversidade de métodos para discernir entre sinapomorfias e homoplasias na análise caracteriza as grandes linhas divergentes dentro da Sistemática Filogenética atualmente. Note-se que essa não é uma limitação nos princípios da Sistemática Filogenética, mas uma dificuldade imposta pela natureza da evolução, com a qual o método precisa necessariamente lidar.

Utiliza-se o nome HOMOPLASIA (do grego πλασις, plasis, a ação de modelar) para denominar *as semelhanças adquiridas independentemente em dois ou mais grupos.* A condição final semelhante pode surgir de três maneiras distintas: (1) em duas espécies, *uma mesma condição plesiomórfica* é alterada de modo idêntico, produzindo nas duas uma condição apomórfica semelhante; (2) em duas espécies, *condições plesiomórficas diferentes* são alteradas, mas resultam em condições apomórficas finais semelhantes; (3) em determinada espécie, *uma característica arqueomórfica* (sinapomórfica para um grupo mais abrangente) sofre uma modificação que gera uma condição apomórfica final semelhante à condição plesiomórfica original.

O primeiro desses três casos é denominado paralelismo. Costuma ocorrer em grupos muito próximos, que compartilham estruturas ainda muito semelhantes. Um exemplo de paralelismo seria a origem de tufos de pêlos de coloração branca (despigmentação) a partir da cor plesiomórfica escura em grupos diferentes de primatas neotropicais. Outro exemplo seria a redução da extensão dos élitros em diferentes grupos de Cerambycidae (Coleoptera).

O segundo caso é denominado convergência e raramente produz estruturas de fato idênticas. O caso de asas em morcegos e aves, por exemplo, poderia ser considerado uma convergência, pois o caráter "aumento da área de pele nos membros anteriores, permitindo a capacidade de vôo" surge duas vezes independentemente a partir de condições diferentes. Um exame detalhado da morfologia óssea da "asa" em ambos os casos, no entanto, mostra que a semelhança é superficial e as estruturas são bastante distintas (Fig. 4.1). Esse e vários outros casos (por exemplo, "cauda" de peixes e de cetáceos) refletem apenas uma semelhança muito genérica entre as condições finais, de modo que não é adequado sequer denominá-los homoplasias. Na verdade, essas situações configuram-se muito mais como casos de

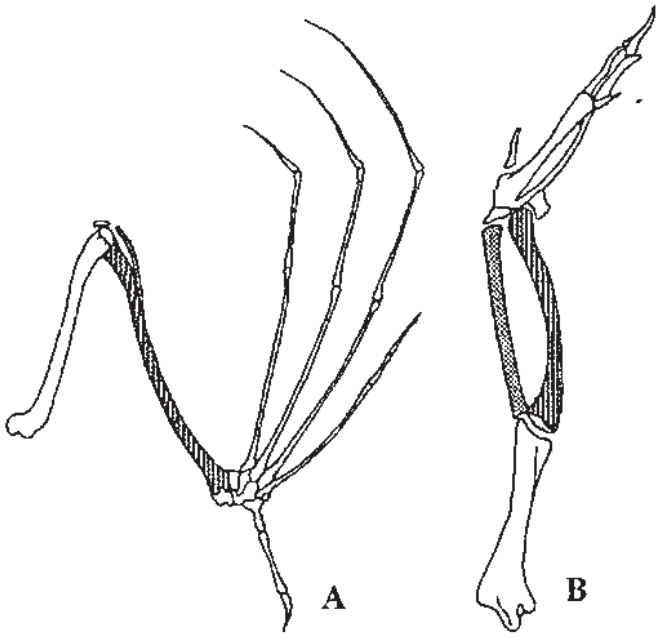


Figura 4.1. Anatomia óssea das estruturas denominadas "asas". A. "Asa" de um morcego. B. "Asa" de uma ave. Nota-se que a semelhança entre os dois grupos não é na estrutura óssea das "asas", mas na função dada a uma estrutura em princípio homóloga (membros anteriores), mas modificada independentemente (modificados de Pirlot, P., 1976. *Morfología evolutiva de los cordados*. Ediciones Omega, Barcelona).

homonímias do que de evolução homoplástica.

O terceiro tipo de homoplasia foi denominado "pseudo-simplesiomorfia" por Wiley (1981), mas normalmente é chamado de reversão. O retorno à condição áptera em grupos de Pterygota, por exemplo, é um dos muitos casos inegáveis de reversão: os ancestrais dos Pterygota desenvolveram dois pares de asas, sendo que diversos de seus subgrupos –como Mallophaga, Anoplura, Siphonaptera, subgrupos de Ensifera, subgrupos de Diptera etc.– perderam as asas. Assim, a semelhança entre uma pulga e um colêmbolo quanto à falta das asas é devido a uma reversão, a "aquisição" na base de Siphonaptera de uma característica derivada que é semelhante à condição plesiomórfica inicial, verificada em Collembola (Fig. 4.2). A semelhança entre uma pulga e um piolho quanto à falta de asa, no entanto, é uma homoplasia convergente, uma vez que nesses dois grupos a perda das asas é apomórfica e independente. Muitos casos considerados reversão também têm, como os de convergência, apenas uma semelhança superficial entre a condição plesiomórfica inicial e a apomórfica final. Um exame mais detalhado dos escleritos do tórax e de sua musculatura nesses vários grupos secundariamente ápteros mostra uma condição apomórfica bastante distinta da plesiomórfica. De modo geral, casos de reversão, propriamente ditos, em que a forma final é virtualmente idêntica à inicial, são encontrados apenas no âmbito de grupos pequenos.

Embora o paralelismo e a convergência sejam conceitualmente distintos, pode ser difícil decidir, na prática, se um caso de semelhança homoplástica surgiu por paralelismo ou por convergência. O alongamento do bico em diferentes grupos de aves, por exemplo, pode ser considerado um paralelismo, se se entende que a condição inicial é a presença de um bico curto. Mas seria uma convergência, se for considerada como plesiomórfica a forma particular do bico curto a partir da qual, em cada grupo, o alongamento ocorreu. A fusão das nervuras M_1 e R_{4+5}, por exemplo, ocorre em vários grupos de Diptera, mas raramente as condições iniciais de formato e posição das nervuras envolvidas são estritamente idênticas. Assim, pode-se denominar esses casos como paralelismo –se a condição original for nervuras independentes– ou como convergência –se a condição original for o formato particular das nervuras, que raramente é idêntico. Para evitar uma discussão virtualmente inútil, utiliza-se o termo homoplasia ou *surgimento homoplástico* tanto para paralelismo, como para convergência.

MÉTODO DE RECONHECIMENTO DE SINAPOMORFIAS E HOMOPLASIAS

Resolvido o aspecto conceitual da questão, resta o aspecto metodológico: *Como determinamos que uma*

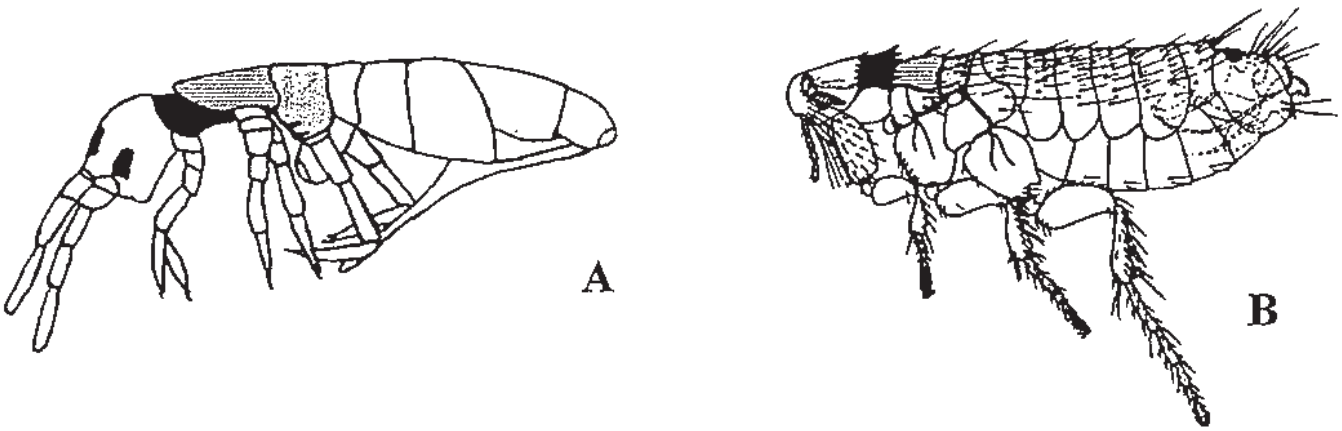


Figura. 4.2. Duas condições evolutivas da ausência de asas em hexápodes. A. Collembola, em que a ausência de asas é uma plesiomorfia. B. Siphonaptera, em que a ausência de asas é resultado de uma perda secundária. A estrutura dos escleritos torácicos dos dois é bastante distinta e há vários caracteres apomórficos presentes nos Siphonaptera que mostram que eles fazem parte do grupo monofilético Pterygota, para o qual a presença de asas é sinapomórfica (modificado de Borror, D.J. & D.M. DeLong, 1969. *Introdução ao Estudo dos Insetos*. Editora Edgard Blücher, São Paulo).

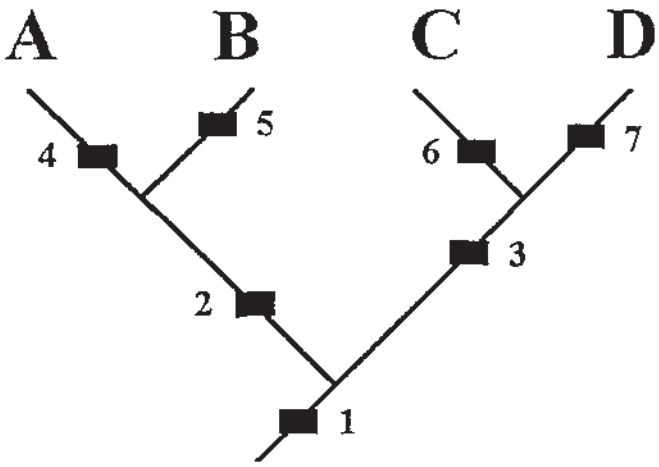


Figura 4.3. Exemplo hipotético de um cladograma em que todos os caracteres são congruentes entre si. Os retângulos preenchidos representam um caráter cuja condição apomórfica é compartilhada por todos os elementos terminais daquele ramo. Ou seja: (1) todas as espécies que compartilham a condição apomórfica de um caráter também compartilham a condição apomórfica de outro caráter; ou (2) nenhuma espécie que compartilha a condição apomórfica de um caráter compartilha a condição apomórfica de outro caráter.

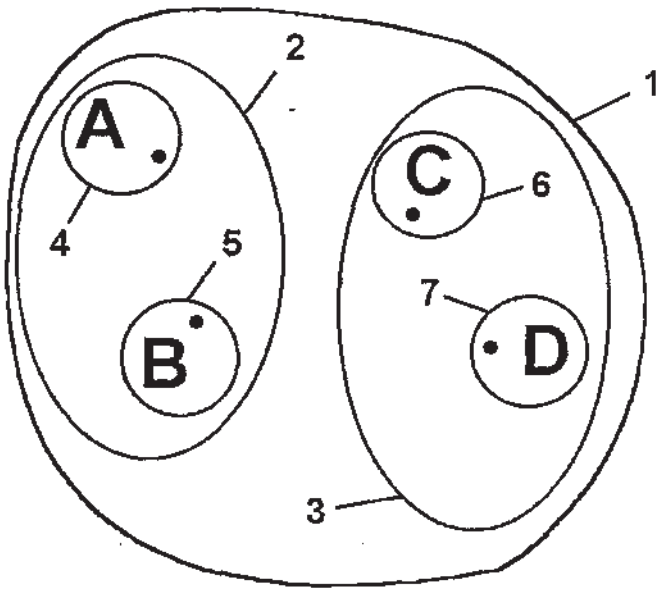


Figura 4.4. Diagrama de Venn reproduzindo a informação do cladograma da Figura 4.3. Os pontos correspondem a táxons terminais e as linhas circundantes a caracteres compartilhados. Não há incongruência entre os caracteres —logo, não há indício de homoplasias— e portanto as relações são apenas de inclusividade completa ou de exclusão completa entre os conjuntos.

determinada semelhança apomórfica compartilhada é sinapomórfica ou homoplástica?

Como vimos acima, uma vez que o alelo apomórfico de um caráter é fixado em uma espécie, esse alelo passa a ser herdado por todos os indivíduos dessa espécie e por todas as espécies descendentes dela. Assim, o compartilhamento de uma condição apomórfica sempre é um *indício* de ancestralidade comum exclusiva; o grupo que compartilha essa apomorfia é *supostamente* monofilético. Contudo, a existência de evolução homoplástica faz com que a existência de caracteres apomórficos compartilhados deva ser considerado apenas um indício, que pode ser falso ou verdadeiro.

Enquanto a informação sobre um grupo incluir apenas caracteres *mutuamente congruentes*, não há motivo para suspeitar que as apomorfias compartilhadas não sejam sinapomorfias, ou seja, que correspondam a homoplasias. Dois caracteres são mutuamente congruentes quando a condição apomórfica de um é compartilhada apenas por um subconjunto das espécies que compartilha a outra apomorfia, ou quando nenhuma das espécies que compartilha uma das apomorfias compartilha a outra. Na Figura 4.3, os caracteres 1 e 5, por exemplo, são mutuamente congruentes, pois *todas* as espécies que compartilham a condição apomórfica do caráter 5 também compartilham a condição apomórfica do caráter 1. Nessa mesma figura, os caracteres 2 e 6 também são mutuamente congruentes, uma vez que *nenhuma* espécie que compartilha a condição apomórfica do caráter 2 compartilha a condição apomórfica do caráter 6 e vice-versa.

Esse diagrama pode ser representado na forma de conjuntos, em um diagrama de Venn, como está na Figura 4.4. Nesse diagrama, os táxons terminais estão representados como pontos e são reunidos (circundados) conforme os caracteres que compartilham. Assim, apenas A é circundado pelo caráter 4 e A e B são circundados pelo caráter 2. A congruência entre todos os caracteres pode ser verificada pelo fato de que as relações entre os táxons são de apenas dois tipos: *inclusividade completa* e *exclusão mútua*. Assim, CONGRUÊNCIA entre caracteres pode ser definida como uma propriedade que ocorre quando a origem de dois ou mais caracteres pode ser explicada apenas por sinapomorfias. Em oposição, há INCONGRUÊNCIA entre caracteres quando, entre dois ou mais caracteres, a origem de ao menos um deles precisa, necessariamente, ser explicada por ocorrência de homoplasia. Assim, por exemplo, a presença de asas em Pterygota e a presença de estágio de pupa em Holometabola são caracteres congruentes entre si, uma vez que Holometabola é um grupo inteiramente incluído em Pterygota. Igualmente, a presença de asas em Pterygota é congruente com a presença de pêlos em Mammalia. *Não há necessidade de admitir nenhum desses caracteres como homoplasia quando o outro é tomado como sinapomorfia.*

A presença de asas em Chiroptera e Aves, por outro lado, é incongruente com a presença de pêlos, compartilhada pelos Chiroptera e pelos demais Mammalia. Se admitirmos que os pêlos surgiram uma única vez, as asas devem ter surgido ao menos duas, uma vez que as Aves não têm pêlos. Se fosse aceita uma origem única das asas para Chiroptera e Aves, seria inevitável aceitar que os pêlos tivessem que surgir duas vezes, uma nos mamíferos e outra nos morcegos, que estariam no grupo (Chiroptera + Aves). Essa relação pode ser vista em diagramas de Venn quando um ou mais elementos (isto é, um ou mais táxons terminais) são parte – mas não estão inteiramente incluídos– de mais de um grupo distinto.

A Figura 4.5, por exemplo, ilustra um caso em que,

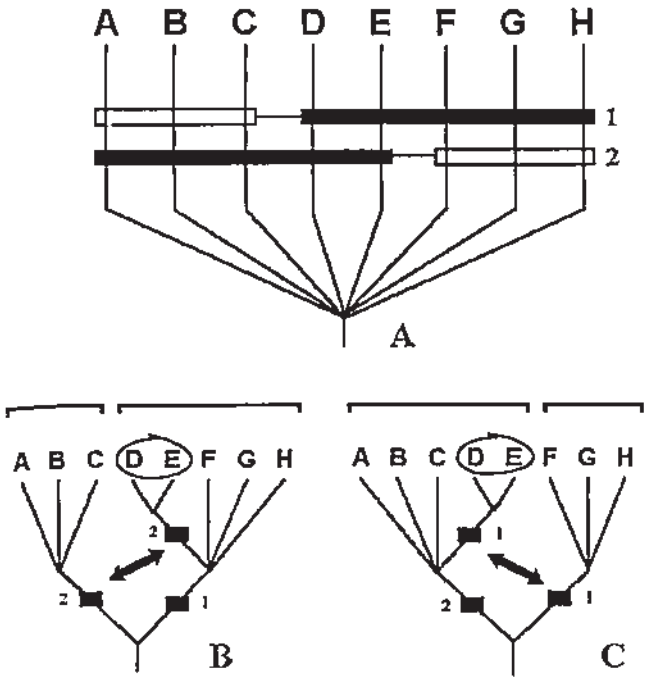


Figura 4.5. Duas soluções alternativas e incompatíveis entre si sobre a origem única de caracteres apomórficos incongruentes. A. Oito táxons terminais e a distribuição das condições plesiomórfica e apomórfica de dois caracteres incongruentes entre si; D e E apresentam-se apomórficos tanto para o caráter 1, quanto para o caráter 2. B. Topologia em que o caráter 1 é sinapomórfico e o caráter 2 tem origem homoplástica dentro do grupo. C. Topologia em que o caráter 2 é sinapomórfico e o caráter 1 tem origem homoplástica dentro do grupo.

de um total de oito espécies de um grupo, cinco compartilham a condição derivada do caráter 1 e um conjunto diferente de cinco espécies compartilha a condição derivada de um caráter 2 (Fig. 4.5A). Duas dessas oito espécies apresentam as condições apomórficas de ambos os caracteres. Se, nessas condições, os caracteres apomórficos 1 e 2 fossem considerados simultaneamente sinapomórficos, eles seriam elementos de ambos os grupos, o que é filogeneticamente impossível , exceto por processos de hibridação. Esse diagrama está representado de forma implícita na Figura 4.6.

Veja que o problema da congruência/incongruência é metodológico e diz respeito ao processo de descoberta ou reconstrução da filogenia. Na evolução, não há incongruência ou congruência, apenas homoplasias e sinapomorfias!

Quando afirmamos que duas condições apomórficas são homoplásticas, estamos afirmando que *não são homólogas*. Na discussão do conceito de homologia, foi afirmado que duas estruturas ou duas condições de uma estrutura encontradas em duas espécies são homólogas quando essa condição existia na espécie ancestral comum mais recente dessas duas espécies e foi transmitida sem interrupção dessa espécie até as espécies recentes que estão sendo comparadas. Os casos denominados "semelhança homoplástica" são exatamente aqueles em que uma mesma condição apomórfica surge independentemente em dois grupos. Nesse caso, a espécie ancestral comum mais recente das duas não portava essa condição ou, se portava, ela foi

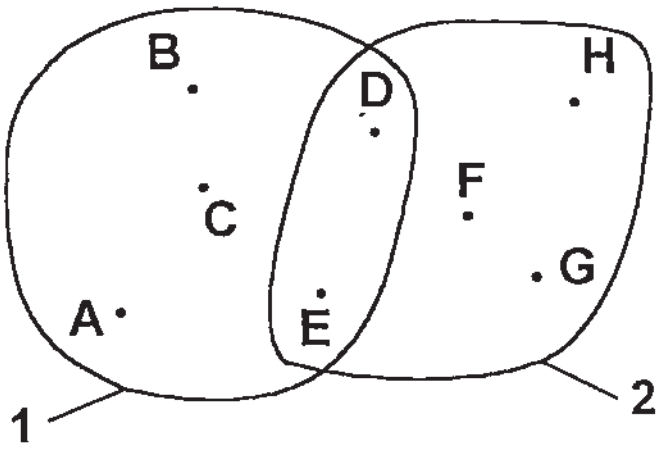


Figura 4.6. Diagrama de Venn representando de forma conjuntista a informação no cladograma da Figura 4.5. Há incongruência entre os caracteres 1 e 2, uma vez que os conjuntos formados incluem apenas dois elementos em comum. Ou seja, um grupo não está completamente incluído no outro e um grupo não exclui completamente o outro.

modificada em uma de suas espécies descendentes e, depois, retornou à sua condição inicial.

Nas Figuras 4.5 e 4.6, a condição apomórfica do caráter 2 indica que o grupo {A, B, C, D, E} seria monofilético (Fig. 4.5C); a condição apomórfica do caráter 1, entretanto, indica que o grupo {D, E, F, G, H} seria monofilético (Fig. 4.5B). Como só existe uma única história das relações genealógicas entre as espécies, é impossível que as duas filogenias reflitam, simultaneamente, a história do grupo M. Assim, alternativamente, ou: (1) a condição apomórfica do caráter 2 surgiu uma única vez, sendo uma sinapomorfia de {A, B, C, D, E}, de modo que a semelhança da condição apomórfica do caráter 1 entre {D, E} e {F, G, H} é homoplástica (Fig. 4.5C), ou (2) a condição apomórfica do caráter 1 surgiu uma única vez, sendo uma sinapomorfia de {D, E, F, G, H}, de modo que a semelhança da condição apomórfica do caráter 2 entre {A, B, C} e {D, E} é homoplástica (Fig. 4.5B), ou (3) ambas as condições apomórficas dos caracteres 1 e 2 são homoplásticas e a filogenia real do grupo não é nenhuma das duas soluções apresentadas. Esta terceira possibilidade só poderia ser aventada, no entanto, se aparecessem mais caracteres apomórficos compartilhados que indicassem que os grupos D e E não formam um grupo monofilético nem com A, B e C, nem com F, G e H.

Convém observar (Fig. 4.5C) que o fato de a condição apomórfica do caráter 1 ser homoplástica não implica que esse caráter não seja útil como indicador de ancestralidade em um nível de generalidade mais restrito. Uma vez aceito que o caráter 2 é uma sinapomorfia de {A, B, C, D, E}, o caráter 1 passa automaticamente a ser visto como uma sinapomorfia de {D, E} e, ao mesmo tempo, como uma sinapomorfia independente de {F, G, H}. Ou seja, supõe-se que a condição apomórfica do caráter 1 tenha aparecido duas vezes independentemente. Em cada uma, o caráter corresponde a uma sinapomorfia e indica um grupo monofilético (exceto se surgirem incongruências com outros caracteres também nesses níveis menos abrangentes).

É necessário considerar um detalhe importante no processo de análise. Ao compararmos caracteres de grupos diferentes, estamos *sempre* comparando estruturas que *nos parecem* semelhantes. Ou seja, *afirmações sobre identidade (ou similaridade) entre estruturas de grupos diferentes*, ainda que fundamentadas em observações diretas, em desenhos ou em fotografias, *não correspondem a dados primários, mas já contêm muitas inferências, que podem ou não ser verdadeiras.* É possível que, ao verificarmos um suposto caso de compartilhamento de condições apomórficas, estejamos fazendo uma falsa afirmação de semelhança ou de identidade de estruturas. Um novo exame, mais detalhado, poderia retificar nossa afirmação anterior. Na Figura 4.5, por exemplo, há uma afirmação implícita de que {D}, {E}, {F}, {G}, e {H} são *idênticos* quanto à condição apomórfica do caráter 1. Se for demonstrado que o que havíamos chamado inicialmente de "condição apomórfica do caráter 1" em {D} e {E} não é de fato igual à "condição apomórfica do caráter 1" em {F}, {G} e {H}, automaticamente desaparece o conflito de caracteres.

Isso pode, à primeira vista, parecer um erro grosseiro de análise. Entretanto, como será discutido adiante, na prática da Sistemática é relativamente comum esse tipo de equívoco. Amiúde, isso ocorre por observações mal feitas ou porque os espécimens não estão bem conservados (como em fósseis) ou porque os dados baseiam-se na literatura, com dados simplificados, ou por generalizações impróprias. *Sempre que encontrarmos conflito entre caracteres, o primeiro procedimento é voltarmos à fonte original de dados –de preferência os espécimes, caso contrário, às outras fontes de informação–, verificando se as asserções sobre identidade das condições apomórficas nos diferentes grupos estava realmente correta.*

Eliminado os equívocos no levantamento de dados, restarão conflitos entre caracteres, que deverão ser explicados pela ocorrência de homoplasias. A simples verificação de que há incongruência, no entanto, não elimina a necessidade de descobrir quais são as sinapomorfias e quais são os caracteres homoplásticos –que, se fossem equivocadamente tomados como sinapomorfias, acabariam por gerar grupos polifiléticos.

Hennig (1950, 1954, 1966a, 1969) não tratou extensivamente do conflito entre caracteres. De modo geral, considerava que as filogenias deveriam ser construídas tomando *caracteres únicos* como sinapomorfias. Para Hennig, seriam únicos os caracteres que não ocorrem nos grupos externos àquele com o qual se está trabalhando. Na análise de insetos, o conflito entre o desaparecimento de uma nervura alar e a presença de uma modificação acentuada no tórax ou uma bionomia muito incomum, por exemplo, normalmente haveria uma inclinação a aceitar a mudança no tórax ou na biologia como sinapomórfico, uma vez que a ocorrência de perdas independentes de nervuras alares é extremamente comum nas várias ordens de insetos, às vezes dentro de uma mesma família ou de um mesmo gênero.

Essa maneira de tentar discernir entre sinapomorfias e homoplasias não foi muito utilizada ou comentada recentemente, a não ser por Marshall (1989), que a denominou *outgroup parsimony*. Esse não é um procedimento subjetivo de pesagem de caracteres (veja adiante), mas de pesagem a posteriori em função de incongruência considerando um escopo de análise mais ampla. Os sistematas que utilizam apenas métodos numéricos para a análise de seus dados perdem a vantagem da utilização desse tipo de estratégia: os computadores trabalham, obviamente, apenas com as informações incluídas nas matrizes de caracteres, o que é uma amostragem limitada da informação sistemática de um grupo. Todo o conhecimento que um sistemata experiente possui sobre a ocorrência de condições semelhantes em outros grupos dificilmente pode ser lançado em uma única matriz, exceto com um esforço imenso. As matrizes de caracteres geralmente restringem-se às condições observadas no grupo em estudo e incluem apenas um rol limitado de grupos externos.

A solução mais utilizada atualmente para o conflito de caracteres baseia-se na economia das hipóteses propostas. Em epistemologia, hipóteses mais econômicas são as que exigem menor número premissas, chamadas *parcimoniosas*. O termo PARCIMÔNIA (do latim *parco*, simples) foi utilizado inicialmente em análises filogenéticas para designar, de maneira genérica, um critério de escolha de uma hipótese de parentesco apoiada no menor número de homoplasias, dentre um conjunto de apomorfias compartilhadas que apresentam conflito (ou incongruência). Ou seja, para indicar a árvore que demandava o menor número de modificações, entre as árvores possíveis, pois corresponde, de um certo ponto de vista, à hipótese mais econômica. Posteriormente, o termo passou a designar um método numérico particular de análise de caracteres.

A idéia central é minimizar a ocorrência de paralelismo e maximizar a de sinapomorfias. Cada caráter de uma matriz deveria ser tomado como um evento individual de modificação. Conseqüentemente, *para uma mesma base de dados, o cladograma ou os cladogramas que admitem o menor número de eventos de surgimento de apomorfias*

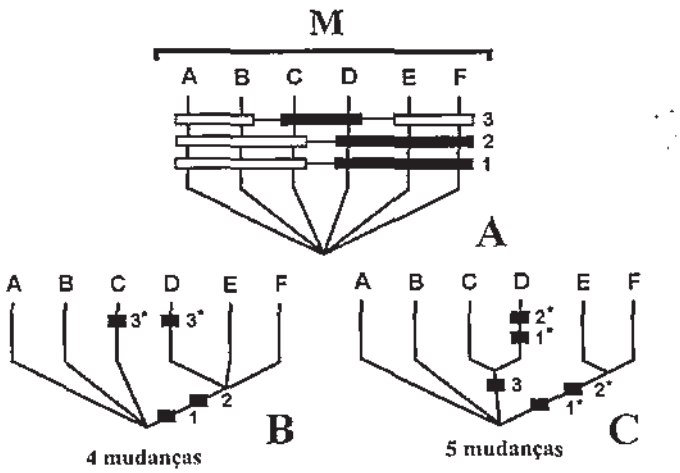


Figura 4.7. A. Exemplo de conflito na distribuição de caracteres apomórficos em um grupo hipotético {A, B, C, D, E, F}. A condição apomórfica dos caracteres 1 e 2 é compartilhada por D, E e F; a condição apomórfica do caráter 3 é compartilhada por C e D. B. Assume-se que 1 e 2 são sinapomorfias de {D, E, F} e 3 é uma homoplasia entre C e D, o que implicam em um total de quatro eventos de origem de novidades evolutivas. C. Assume-se que 3 é uma sinapomorfia de {C, D} e 1 e 2 são homoplasias para {D} e {E, F}, resultando em um total de 5 eventos de origem de novidades evolutivas. As condições apomórficas com surgimento homoplástico são indicadas com um asterisco.

seriam mais aceitáveis que os cladogramas que admitem um número maior de eventos.

A Figura 4.7A ilustra outro caso hipotético de conflito de caracteres. Os grupos {D}, {E} e {F} compartilham a condição apomórfica dos caracteres 1 e 2. Os grupos {C} e {D} compartilham a condição apomórfica do caráter 3. A afirmação de que ambos os grupos {C, D} e {D, E, F} são monofiléticos não pode ser verdadeira. Logo, é necessário admitir que as condições apomórficas dos caracteres 1 e 2 são homoplásticas, compartilhadas por {D} e por {E, F} (Fig. 4.7C) ou, alternativamente, que o caráter 3 é uma condição homoplástica entre os grupos {C} e {D} (Fig. 4.7B). No primeiro caso (Figura 4.7B), admitiríamos uma única mutação gerando a condição apomórfica do caráter 1 – chamado de um *passo* evolutivo–, um único surgimento da condição apomórfica do caráter 2 e dois surgimentos da condição apomórfica do caráter 3. No segundo (Figura 4.7C), admitiríamos um único surgimento da condição apomórfica do caráter 3, dois surgimentos da condição apomórfica do caráter 1 e dois surgimentos da condição apomórfica do caráter 2. A primeira solução exige quatro passos ou novidades evolutivas na evolução do grupo; a segunda solução exige o surgimento de cinco passos. O uso do critério de parcimônia como princípio metodológico para a tomada de decisão indicaria, nesse caso, a filogenia da Figura 4.7B como a mais provável, uma vez que ela exige quatro passos evolutivos, enquanto que a filogenia da Figura 4.7C exige cinco.

A filogenia da Figura 4.7A mostra apenas três caracteres conhecidos e o cladograma "mais curto" (com menor número de passos) supõe a ocorrência de quatro novidades evolutivas. Essa diferença de um único caráter, no entanto, é pequena para uma decisão mais segura. Em muitas situações, na verdade, há dois ou mais cladogramas alternativos com um número igual de passos envolvidos (como na Fig. 4.5). Algumas vezes, há centenas ou milhares de cladogramas diferentes com o mesmo número de passos. Nesses casos, não é possível escolher *uma* filogenia como mais provável que as demais com base no princípio da parcimônia. Ainda que um dos cladogramas tenha um passo a menos que os demais, é claro que os resultados são frágeis. *Soluções mais confiáveis devem ser apoiadas em um número maior de caracteres analisados.*

Às vezes, as relações filogenéticas dentro de um grupo para o qual há incongruências podem ser resolvidas imediatamente, se houver um conjunto evidente de sinapomorfias, em oposição a um único caráter claramente homoplástico. Um rápido exame da morfologia de cabeça,

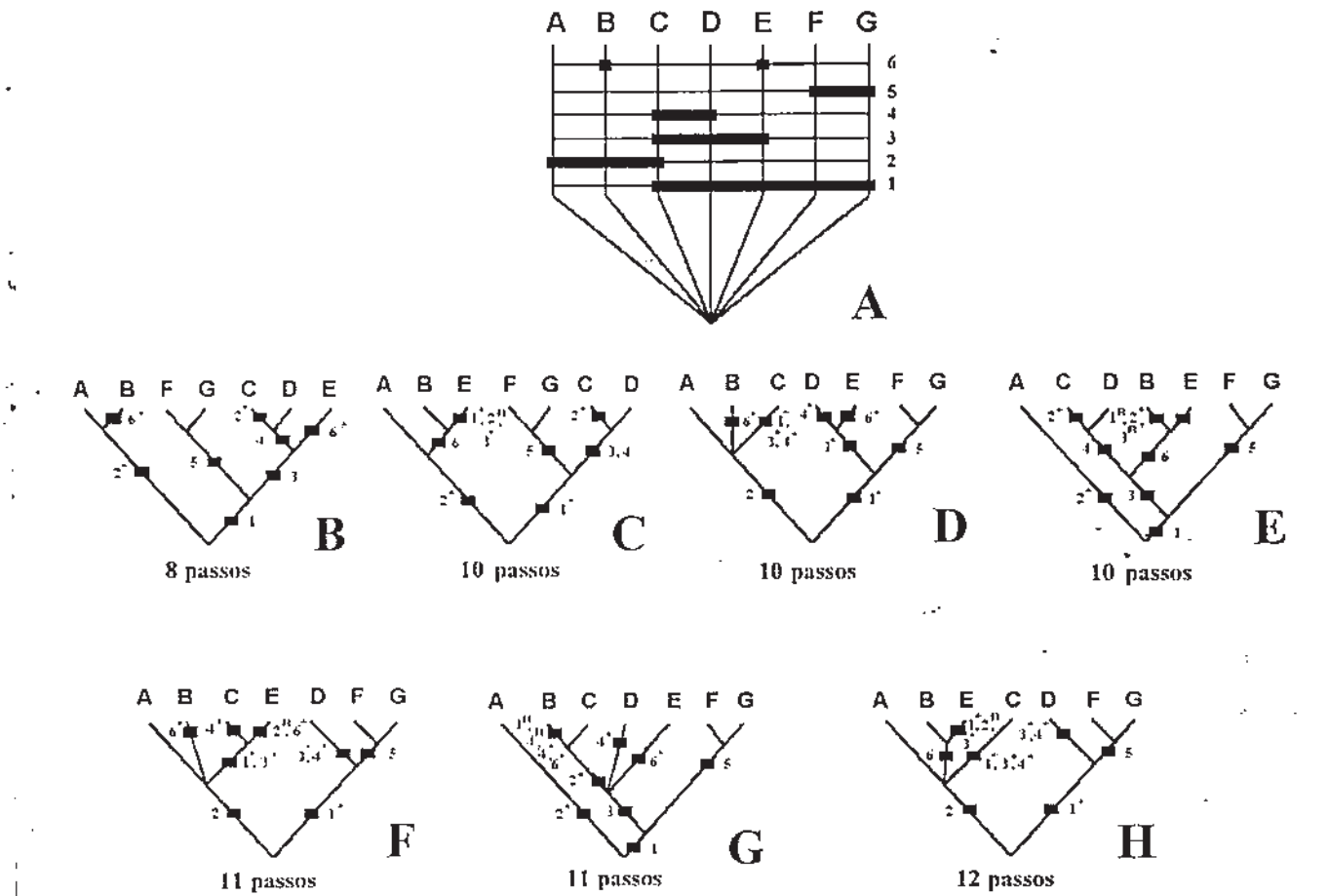


Figura 4.8. Exemplo de caracteres incongruentes em um grupo hipotético {A, B, C, D, E, F, G}. A. Condições apomórficas compartilhadas dos caracteres 1-6 pelos táxons terminais. B-F. Cinco diferentes soluções possíveis face à informação disponível, que exigem, respectivamente, entre 8 e 12 passos evolutivos. Nos cladogramas das figuras C, F e H, é necessário admitir uma reversão no caráter 2 (indicado como 2^R).

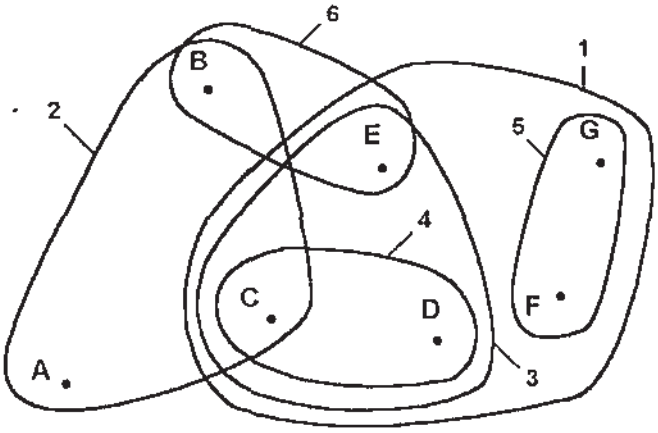


Figura 4.9. Diagrama de Wenn para os caracteres do cladograma da Figura 4.8.

Tabela 4.1. Tabela de congruência para os caracteres do cladograma 4.8A. Σc é a somatória de congruências e Σi a somatória de incongruências para cada caráter.

	1	2	3	4	5	6	Σc	Σi
1		I	C	C	C	I	3	2
2	I		I	I	C	I	1	4
3	C	I		C	C	I	3	2
4	C	I	C		C	C	4	1
5	C	C	C	C		C	5	0
6	I	I	I	C	C		2	3

tórax etc., por exemplo, permite discernir como homoplástica a semelhança quanto à ausência de asas em alguns dípteros, em pulgas (Siphonaptera), piolhos (Anoplura) e colêmbolos. Ou seja, o número de caracteres de tórax, cabeça, abdômen, terminália, ciclo de vida etc. que liga os dípteros ápteros aos demais dípteros alados é relativamente grande, quando comparado ao caráter "asas ausentes", compartilhado com outros grupos de insetos. Logo, é mais parcimonioso aceitar, nesse caso, a ausência de asas como uma homoplasia, que como uma sinapomorfia. Infelizmente, no entanto, em muitos grupos os caracteres incongruentes são abundantes, sinal inequívoco de que a evolução é prolífica em homoplasias. A posição de alguns táxons muitas vezes só é resolvida após um exame muito minucioso dos caracteres envolvidos. O caso da Figura 4.7A é simples, envolvendo apenas um táxon {D} que participa de dois grupos incongruentes no compartilhamento de apomorfias. Na análise de casos concretos, no entanto, podem ser encontrados inúmeros grupos incongruentes entre si quanto a vários caracteres, dentro de um grupo maior.

A Figura 4.8 exibe um caso hipotético um pouco mais complicado, envolvendo sete táxons e vários caracteres incongruentes. O diagrama de Venn para esses dados é representado na Figura 4.9. Nesse diagrama, fica claro que 1, 3, 4 e 5 são congruentes entre si (porque geram grupos sucessivamente inclusivos) e que os caracteres 2 e 6 são incongruentes com a maioria dos caracteres. A Tabela 4.1 mostra a congruência entre os caracteres das Figuras 4.8-9. Essa tabela deixa claro que os caracteres com maior incongruência são 2 e 6, nessa ordem. Esses caracteres são "candidatos naturais" a homoplasias pelo critério de parcimônia. Os caracteres 4 e 5 apresentam, em oposição, alta taxa de congruência e são naturalmente "candidatos" a sinapomorfias verdadeiras.

O grupo {C,D} é congruente com os grupos {C,D,E} e {C,D,E,F,G}, pois seria um subgrupo deles. {F,G} e {C,D,E} são, do mesmo modo, congruentes como o grupo {C,D,E,F,G}. Os grupos {C,D} e {F,G} e também {C, D, E} e {F, G} são congruentes entre si, pois nenhum dos elementos de um grupo integra o outro. Contudo, {A,B,C} é

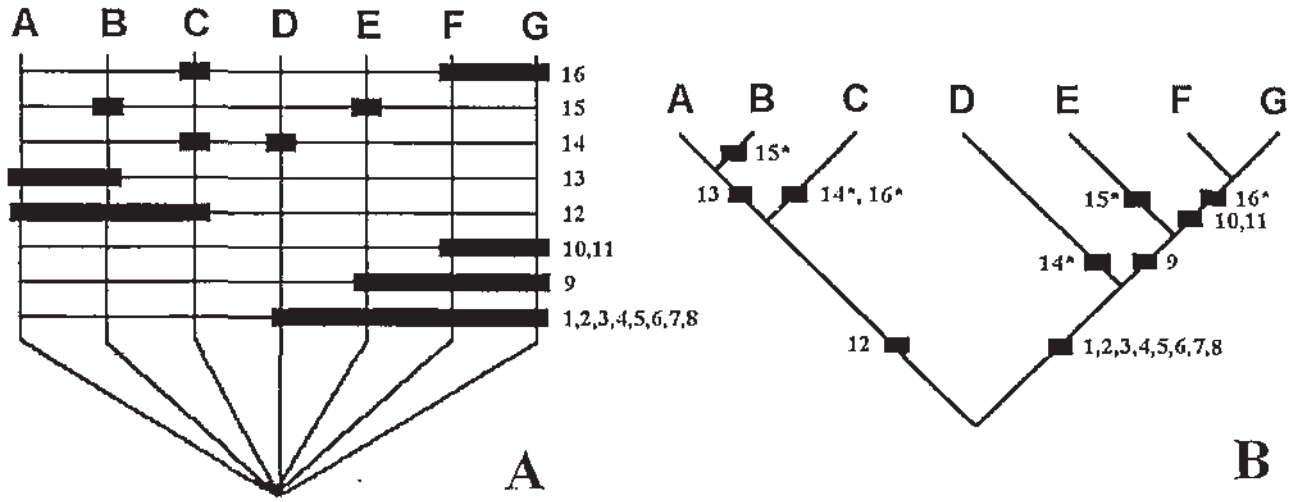


Figura 4.10. Cladograma de um grupo hipotético com sete táxons terminais e 16 caracteres. Oito caracteres são sinapomórficos para um mesmo nível de generalidade, para o grupo {D, E, F, G}. Com isso, os demais caracteres (14-16) que geram agrupamentos incongruentes com esse grupo são facilmente visualizados como resultados de homoplasias.

incongruente com todos os demais grupos, do mesmo modo que {B,F}. Os grupos {B,F} e {F,G} também são incongruentes entre si.

As Figuras 4.8B a 4.8H mostram as principais soluções possíveis para a distribuição de caracteres da Figura 4.8A. Das sete soluções, a mais parcimoniosa é a 4.8B, que resulta em oito passos evolutivos; as Figuras 4.8C-E têm dez passos; as Figuras 4.8F-G, 11 passos; e a Figura 4.8H, 12 passos. Esses cladogramas podem ser separados em três grupos distintos. Em um grupo (4.8B, E e G), o caráter 1 é considerado sinapomórfico, ou seja, é aceito que ele teve um surgimento único e, conseqüentemente, o caráter 2 é considerado homoplástico. Dentre esses três casos, em 4.8B não há reversão; em 4.8E e G, dentro do grupo para o qual o caráter 1 é sinapomórfico, presume-se que houve uma reversão em B (1^R), que é plesiomórfico para esse caráter.

No outro grupo de cladogramas (4.8D, 4.8F, 4.8H), o caráter 2 é considerado sinapomórfico e o caráter 1, conseqüentemente, é homoplástico. A diferença entre os cladogramas 4.8D, 4.8F e 4.8H diz respeito à incongruência entre outros caracteres. Mais precisamente, em 4.8F e 4.8H, o táxon terminal E está incluído em um grupo monofilético com A, B e C, sendo que a condição plesiomórfica do caráter 2 em E é explicada como uma reversão (2^R), o que não ocorre em 4.8D. Finalmente, no cladograma da Figura 4.8C, os caracteres 1 e 2 têm surgimento múltiplo, devido à inclusão de E em um grupo monofilético com B (caráter 6) e à inclusão de C em um grupo monofilético com D (caracteres 3 e 4). Nesse caso, a incongruência entre 1 e 2 com outros caracteres gera uma topologia em que esses caracteres aparecem como homoplásticos.

O caso da Figura 4.8, envolvendo apenas sete táxons e seis caracteres, já implica um grau considerável de complicações. Assim, poder-se-ia imaginar que casos com cinqüenta ou mais táxons terminais e duzentos ou mais caracteres, por exemplo, seriam impossíveis de analisar sem o auxílio de computadores. No entanto, em parte, essa seria uma expectativa falsa. De modo geral, há determinados níveis da evolução de um grupo que apresentam inúmeras sinapomorfias acumuladas. Isto é, normalmente vários caracteres são sinapomórficos para o mesmo grupo. Isso resulta em hipóteses em que fica muito claro quando as semelhanças apomórficas entre subgrupos menores do grupo interno e grupos externos são devido a homoplasias.

A Figura 4.10A mostra a distributividade de um conjunto de caracteres entre os táxons terminais de um grupo. Nota-se um conjunto de caracteres congruentes entre si (1-8, 9, 10-11, 12 e 13) e três caracteres incongruentes com o conjunto inicial (14-16). A Tabela 4.2 mostra as relações de congruência e incongruência relativa a esses caracteres. É possível visualizar com rapidez que o conjunto de caracteres com distributividade idêntica (1-8, 10-11) é congruente entre si e congruente com alguns outros caracteres. Os caracteres incongruentes com esse conjunto (14-16), conseqüentemente, apresentam alto índice de incongruência, indicando que provavelmente aparecerão como homoplasias ou reversões na filogenia mais parcimoniosa. Assim, a dedução do cladograma mais parcimonioso da Figura 4.10B pode ser feita com facilidade.

Tabela 4.2. Tabela de congruência para os caracteres da Figura 4.10A.

\	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Σc	Σi
1	\	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	I	I	I	12	3
2	C	\	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	I	I	I	12	3
3	C	C	\	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	I	I	I	12	3
4	C	C	C	\	C	C	C	C	C	C	C	C	C	I	I	I	12	3
5	C	C	C	C	\	C	C	C	C	C	C	C	C	I	I	I	12	3
6	C	C	C	C	C	\	C	C	C	C	C	C	C	I	I	I	12	3
7	C	C	C	C	C	C	\	C	C	C	C	C	C	I	I	I	12	3
8	C	C	C	C	C	C	C	\	C	C	C	C	C	I	I	I	12	3
9	C	C	C	C	C	C	C	C	\	C	C	C	C	C	I	I	13	2
10	C	C	C	C	C	C	C	C	C	\	C	C	C	C	C	I	14	1
11	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	\	C	C	C	C	I	14	1
12	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	\	C	I	I	I	12	3
13	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	\	C	I	C	14	1
14	I	I	I	I	I	I	I	I	C	C	C	I	C	\	C	I	5	10
15	I	I	I	I	I	I	I	I	I	C	C	I	I	C	\	C	4	11
16	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	C	I	C	\	2	13

Esse caso mostra que, quando há um grupo monofilético menor apoiado por um número grande de caracteres dentro do nosso grupo de estudo, é fácil verificar a hipótese de homoplasia dos vários caracteres incongruentes com eles. Em um exemplo real isso fica mais claro. A hipótese que sustenta a monofilia de mamíferos é muito forte. Assim, as características "diferentes" de qualquer animal que tenha pêlo –como asas em morcegos, vida aquática em baleias e golfinhos, "bicos" em ornitorrincos etc.– podem ser vistas como homoplasias de subgrupos que pertencem aos mamíferos com grupos que não são mamíferos. Ou seja, a hipótese de monofilia de Mammalia –apoiada em mais de 60 sinapomorfias, muitos deles de origem única entre todos os animais, como a presença de pêlos– faz com que outros caracteres incongruentes quase que automaticamente sejam vistos como homoplasias. Em muitas situações, um grupo interno claramente monofilético ajuda a compreender vários problemas que surgem ao longo da análise.

É necessário não ser demasiadamente otimista. A dificuldade de lidar com casos mais complexos é um dos motivos de se terem desenvolvido, dentro da Sistemática Filogenética, métodos numéricos de análise. Uma vez escolhido um algoritmo que incorpora determinadas premissas, a análise é feita sem erro lógico. Independentemente de limitações e críticas ao uso de computadores na análise filogenética, a execução de uma análise numérica, na maioria das vezes, é um auxílio muito importante para verificar as conclusões obtidas em uma análise manual. O Capítulo 12 volta a tratar, mais extensamente, da questão da parcimônia.

Bibliografia Recomendada

Farris, J.S. 1977. Phylogenetic analysis under Dollo's law. *Syst. Zool. 26*:77-88.

Fitch, W.M. 1971. Toward defining the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology. *Syst. Zool. 20*:406-416.

Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill. University of Illinois Press.

Marshall, S. 1989. Systematics of *Bitheca*, a new genus of New World Sphaeroceridae (Diptera). *Syst. Entom. 12*:355-380.

Nelson, G. 1973b. Negative and positive losses: A reply to J.G. Lundberg. *Syst. Zool.* 22:330.
Sanderson, M.J. & M.J. Donoghue. 1989. Patterns of variation in levels of homoplasy. *Evolution 43*:1781-1795.
Sober, E. 1983. Parsimony methods in systematics, pp. 37-47. *In*: Platnick, N.I. & V. Funk (eds.), *Advances in Cladistics, vol. 2*. Columbia University Press, New York.
Thompson, E.A. 1986. Likelihood and parsimony: Comparison of criteria and solution. *Cladistics 2*: 43-52.

Bibliografia Adicional

Allard, M.W. 1990. Further comments on Goodman's maximum parsimony procedure. *Cladistics 6*:283-289.
Archie, J.W. 1989a. A randomization test for phylogenetic information in systematic data. *Syst. Zool. 38*:239-252.
Archie, J.W. 1989b. Homoplasy excess ratios: New indices for measuring levels of homoplasy in phylogenetic systematics and a critique of the consistency index. *Syst. Zool. 38*:253-269.
Bryant, H.N. 1989. An evaluation of cladistic and character analyses as hypothetico-deductive procedures, and the consequences for character weighting. *Syst. Zool. 38*:214-227.
Buckup, P.A. & B.S. Dyer. 1991. Transformation series analysis (TSA) is dependen: .n initial order of character states. *Syst. Zool. 40*:500-502.

EXERCÍCIOS

5.1. Cite cinco casos de reversão de caracteres, indicando o grupo para o qual o caráter é supostamente apomórfico e justificando a decisão de considerá-lo uma reversão (ou seja, uma perda secundária) e não uma plesiomorfia. Exemplo: *a ausência de asas é uma sinapomorfia para Siphonaptera que corresponde a uma reversão. A presença de larvas no desenvolvimento ontogenético de pulgas indica claramente que ele pertence aos Holometabola. Os Holometabola, por sua vez, apresentam em seu plano básico dois pares de asas, o que permite concluir que a ausência de asas em Siphonaptera corresponde a uma perda secundária (ou reversão).*

5.2. Cite cinco casos de caracteres homoplásticos, indicando os grupos para os quais cada uma das condições é sinapomórfica e a justificativa para considerar o compartilhamento da condição apomórfica como homoplástica. Evite casos de semelhança grosseira, como asas de aves e asas de morcegos ou de insetos. Exemplo: *porte herbáceo em gramíneas e porte herbáceo em margaridas. As características de estrutura de semente e flor em gramíneas indica que as gramíneas compõem um grupo monofilético com as demais monocotiledôneas; nas margaridas, essas mesmas estruturas indicam uma relação filogenética mais próxima com as dicotiledôneas; em ambos os grupos, há espécies arbóreas e em grupos externos, como as Cycadales e outras Gimnospermas, também há grupos arbóreos* (note que, apesar dessa proposição de homoplasia das condições herbáceas entre os dois grupos ser relativamente evidente, em uma discussão mais precisa, as justificativas para essa conclusão deveriam ser fundamentadas em uma análise cuidadosa dos caracteres e dos grupos envolvidos).

5.3. Procure definir homoplasia e reversão sem recorrer ao texto do livro.

Dalton de Souza Amorim

Capítulo 5
Protocolos de análise e matrizes de informação

"Na realidade, a sistemática filogenética usa um método, conhecido e empregado em todas as ciências, que nas humanidades é chamado de 'método de iluminação recíproca' (verificação, correção e reverificação, dos autores anglo-saxões)." (Hennig, *Phylogenetic Systematics*, p. 21)

As matrizes de caracteres são verdadeiros depósitos de informação sobre nosso conhecimento a respeito da diversidade biológica. As matrizes exibem, em cada ponto, a condição de um caráter em um determinado táxon. Não são a fonte primária de informação sistemática –as fontes primárias são os próprios organismos–, mas correspondem à base de dados sobre a qual os cladogramas são construídos. Erros na construção da matriz quase sempre resultam em distorções na topologia, isto é, cladogramas falsos (Amorim, 1998). Infelizmente, pouca atenção tem sido dada, na maior parte dos textos didáticos e mesmo na literatura técnica sobre Sistemática Filogenética, ao processo de elaboração de matrizes de caracteres.

Um passo anterior da construção das matrizes de caracteres dá-se com a elaboração do *protocolo de análise* de um grupo. Isto é, o primeiro passo é a seleção de um determinado táxon maior a ser estudado e a delimitação do nível mais restrito de generalidade que a análise alcança. Normalmente, os níveis mais abrangente e mais restrito de uma análise correspondem a táxons associados a categorias tradicionais. Escolhe-se, por exemplo, uma família para estudo, estendendo a análise até o nível de gênero. Nesse caso, as várias linhas da matriz de caracteres (ou colunas, dependendo de como a matriz é orientada) corresponderão a gêneros. Pode-se escolher para estudo, por outro lado, um gênero e colocar como táxons terminais as espécies. Ou ainda, pode-se tomar como grupo interno uma espécie, sendo táxons terminais populações parcialmente diferenciadas (mesmo que não tenham nome. Não é necessário utilizar táxons associados às categorias tradicionais. Tampouco é necessário que os táxons terminais tenham o mesmo nível taxonômico. Pode-se estudar, por exemplo, os Bilateria (o táxon mais abrangente que, nesse caso, não tem uma categoria tradicional associada), incluindo como táxons terminais Platyhelminthes, Nemertea, Mollusca, Sipuncula, Echiura e Metameria ("Annelida" + Ecdysozoa + Enterocoela), associados a categorias de diversos níveis (filo, superfilo etc.). Outro estudo pode ter como táxon mais abrangente um grupo de gêneros (que não compõe tribo, subfamília ou família), em que os ramos terminais são gêneros, grupos de espécies e espécies. Uma vez determinados os táxons terminais, a matriz cresce com o levantamento ou a descoberta de caracteres que variam dentro do grupo.

ESCOLHA DO GRUPO DE ESTUDO (GRUPO INTERNO)

Um passo extremamente importante na definição de um projeto é a escolha do grupo a ser analisado. É extremamente recomendável, como já foi discutido, que esse grupo seja monofilético, uma vez que uma série de procedimentos ulteriores na análise, em particular a questão da polarização, dependem de que a hipótese de monofilia esteja correta. Em alguns casos, já existem hipóteses que apontam ou demonstram a monofilia de um grupo, apoiadas em um conjunto confiável de caracteres. Entretanto, muitas vezes, em especial se a tradição de estudos filogenéticos no grupo é recente, não há hipótese prévia ou, se houver, é uma "árvore filogenética", construída sem apoio em método rigoroso (isto é, sem apoio em sinapomorfias, mas apenas em semelhanças) (Fig. 5.1A).

Esses casos exigem que seja feito um exame prévio das relações em um nível mais abrangente, para que se obtenha uma hipótese inicial de monofilia para o grupo (Fig. 5.1B), permitindo um estudo adequado de otimização para a polarização de caracteres no grupo interno (veja adiante). Evidentemente, isso demanda tempo e esforço para trabalhar fora do grupo inicial de trabalho. O fato de uma análise prévia não ser realizada em vários casos é a causa de grandes dificuldades no desenvolvimento de muitos estudos. Entretanto, há alguns atenuantes:

(1) não é indispensável mostrar em detalhe as relações *entre* os grupos terminais tomados para essa análise mais abrangente (ainda que essa informação seja de grande valia), uma vez que o objetivo é apenas encontrar suporte para uma hipótese de monofilia do táxon proposto para estudo (veja, por exemplo, as resoluções nas Figs. 5.1C-D);

(2) o conhecimento das relações filogenéticas em um nível mais abrangente, por incipiente que seja (determinando, por exemplo, apenas um ou dois níveis de generalidade), muitas vezes facilita a polarização de caracteres difíceis, que apresentam incongruência entre os grupos internos e os externos;

(3) os estudos filogenéticos exigem um bom conhecimento geral para a realização de várias etapas, particularmente a determinação de homologia primária, a polarização dos casos de incongruência entre grupos internos e externos e a avaliação de casos de caracteres muito plásticos (isto é, sabidamente homoplásticos em um nível mais abrangente e que podem receber uma ponderação menor em um nível menos abrangente).

Esse terceiro ponto é particularmente importante. De certo modo, isso extingue o "especialista extremo", o taxônomo que sabe apenas de seu grupo de interesse. Para determinar a homologia de caracteres de terminália masculina ou feminina de Diptera, por exemplo, é preciso estudar as

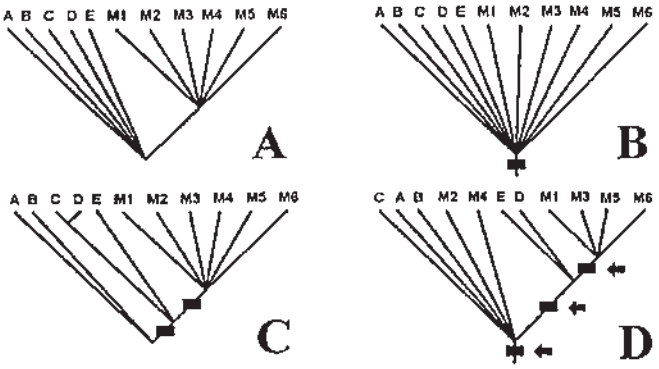


Figura 5.1. O grupo de estudo precisa necessariamente ser monofilético. No início de uma análise, é possível que o monofiletismo do grupo de estudo—M—não esteja determinado (5.1A). É necessário, nesses casos, fazer um pequeno estudo selecionando um grupo monofilético mais abrangente (tomando como terminais o grupo de estudo e os grupos externos mais próximos—Fig. 5.1B). Essa análise, mesmo com poucos níveis resolvidos, pode demonstrar que M é monofilético (5.1C); nesse caso, é possível iniciar o trabalho de determinação das relações filogenéticas entre os membros de M. Por outro lado, essa análise pode mostrar alguns caracteres apomórficos para parte de M —M1, M3, M5 e M6— e outros grupos que não pertenciam a M —D e E—, mostrando que "M" não correspondia a um grupo monofilético (5.1D). Nessa situação, é necessária uma alteração do escopo do projeto inicial, tomando para estudo um grupo monofiletismo menor (por exemplo, M1, M3, M5 e M6) ou um grupo monofilético intermediário (E, D, M1, M3, M5, M6) ou o próprio grupo monofilético mais abrangente (Fig. 5.1D).

relações entre ordens de insetos. Isso ocorre invariavelmente nas análises bem feitas em todos os níveis.

Nem sempre é possível demonstrar com a rapidez desejável (em um projeto de dissertação ou tese, por exemplo) que um grupo é monofilético. Às vezes, demonstra-se que o grupo não é monofilético (Fig. 5.1D). Nesses casos, é necessário reorientar o projeto: pode-se trabalhar em nível menos abrangente, tomando um dos subgrupos do grupo inicial, que seja nitidamente diferenciado por sinapomorfias e cuja monofilia seja fácil demonstrar; pode-se também deslocar o projeto para um nível mais abrangente, escolhendo um táxon monofilético maior, em que o grupo interno inicial estará entre outros táxons terminais.

A ampliação do escopo do projeto às vezes implica trabalhar com grupos relativamente diferentes entre si e exige uma bibliografia mais ampla, mas dá uma contribuição muito maior para o conhecimento do grupo, fornecendo as bases para que projetos menos abrangentes possam ser feitos sobre uma base mais segura. A mudança no escopo de um projeto para um nível menos abrangente, por outro lado, nem sempre é a solução mais simples. As diferenças entre táxons cuja diferenciação é relativamente mais recente são mais sutis, implicando dificuldades para encontrar caracteres e problemas com homoplasias. Projetos no nível de espécie com freqüência são muito complicados para iniciantes.

Na verdade, tirando os casos extremos, no nível de espécie ou de grandes grupos (onde a dificuldade de encontrar estruturas comparáveis traz outras dificuldades), a dificuldade de um projeto depende muito mais do número de táxons terminais do que do nível de generalidade –gênero, tribo, ordem etc.– em que se está trabalhando. Deve-se evitar dar projetos com mais de dez táxons terminais para alunos sem boa experiência prévia de análise filogenética.

De qualquer maneira, a recomendação geral que se deve fazer para a delimitação de projetos é que os grupos escolhidos para estudo *devem necessariamente ser monofiléticos*. Mesmo os trabalhos anteriores que indiquem que um grupo é monofilético precisam ser lidos criticamente. Uma análise prévia mais abrangente para determinar a monofilia de um grupo fornecerá um conhecimento excelente para o estudo posterior do próprio grupo.

ESCOLHA DOS TÁXONS TERMINAIS

A determinação dos terminais a serem considerados em uma análise não precisa ser imediata. Quando estudamos um gênero, os táxons terminais não precisam ser espécies. Quando estudamos uma tribo, os táxons terminais não precisam ser gêneros. Um gênero pode ter mais de cem espécies, reunidas em subgêneros ou em grupos de espécies. O mesmo pode acontecer com uma tribo (ou outro táxon de categoria mais elevada), com um número muito grande de gêneros, às vezes reunidos em grupos de gêneros.

Até por uma questão de tempo, pode ser conveniente em um estudo usar táxons terminais com categorias taxonômicas distintas. O estudo de um gênero pode ter como táxons terminais alguns subgêneros, alguns grupos informais de espécies para os quais haja indícios de monofilia e algumas espécies de posição duvidosa. O estudo de uma família pode tomar com táxons terminais algumas subfamílias monofiléticas, além dos gêneros incluídos em subfamílias e tribos que são claramente "latas de lixo" taxonômicas, onde foram colocados os gêneros que não se encaixam em nenhum dos grupos "bons".

O protocolo dos projetos de análise filogenética não precisa ser fixo. À medida que o estudo avança, modificações podem ser interessantes ou necessárias. Se o tempo for exíguo, um grupo monofilético com vários táxons terminais pode ser transformado em um único táxon terminal na análise, de maneira que o estudo passa a ter um escopo um pouco menor. Por outro lado, se aparecem suspeitas de merofilia para alguns táxons terminais (Fig. 5.2A), eles podem ser subdivididos. Nesse caso, eles deixariam de existir como táxons terminais e seus táxons subordinados aparecerão como táxons terminais (Fig. 5.2B). Ao final do estudo, a monofilia de um ou mais desses grupos pode ser finalmente demonstrada (de maneira que ele seria mantido na classificação) ou pode ser mostrado que eles, de fato, correspondiam a grupos merofiléticos, de modo que eles desaparecem da classificação filogenética proposta para o grupo.

Para quem não tem experiência em análise filogenética, essa pode ser uma fase muito difícil. O apoio de alguém com maior experiência pode ser fundamental. Em alguns casos, não importa que nessa fase o apoio seja de um especialista de um grupo diferente, pois essas decisões se referem mais à estrutura do problema (a respeito de táxons terminais, escopo etc.), que aos caracteres envolvidos. Muitos estudos arrastam-se simplesmente pela dificuldade de resolver esses problemas básicos de delimitação do escopo do estudo –grupo interno e táxons terminais.

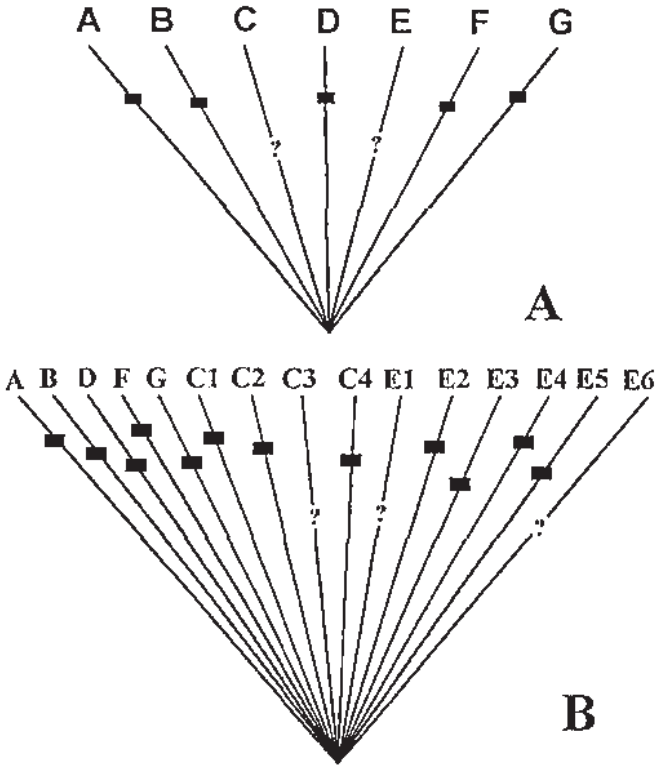


Figura 5.2. Delimitação dos táxons terminais em um estudo. O grupo a ser estudado pode ser um táxon ao nível de família, cujos táxons terminais seriam, em princípio, suas subfamílias. Após uma análise superficial das diagnoses tradicionais das subfamílias, nota-se que o monofiletismo de dois dos táxons terminais não pôde ser demonstrado (5.2A). Os gêneros em cada uma dessas duas subfamília (C1-C4; E1-E6) são, então, tomados como táxons terminais, junto com os táxons ao nível de subfamília (A, B, D, F, G) (5.2B). Uma nova análise das diagnoses dos táxons terminais pode mostrar que alguns gêneros (como C3, E1 e E6) não têm seu monofiletismo determinado. Nova subdivisão pode ser feita. Entretanto, uma vez que o escopo inicial era um estudo das relações entre táxons da categoria da "subfamília" dentro da família, uma análise tão detalhada pode inviabilizar o estudo. Assim, na discussão do trabalho é necessário deixar claro quais táxons terminais cujo monofiletismo não foi corroborado, indicando que futuras modificações nesse nível podem ocorrer.

ORIENTAÇÃO DE MATRIZES

Em uma análise manual, a maneira de orientar as matrizes em colunas e linhas é indiferente. As matrizes analisadas por computadores, no entanto, normalmente exigem que as linhas correspondam aos táxons e as colunas, aos caracteres. Por simplicidade, segue-se esse padrão. Em uma análise computacional, que examina todas as árvores possíveis, é indiferente a seqüência dos caracteres e táxons na matriz. Na análise manual, no entanto, em que a informação sobre os caracteres compartilhados precisa ser visualizada, a maior parte dos critérios possíveis para o seqüenciamento dos táxons –ordem alfabética, antigüidade dos nomes etc.– não é eficiente (embora não seja incorreta). De modo geral, quanto mais a seqüência dos táxons na matriz for semelhante ao seu seqüenciamento no cladograma, mais fácil será visualizar caracteres compartilhados e identificar os casos de caracteres homoplásticos (veja adiante).

Tabela 5.1. Lista de caracteres não polarizados em um grupo hipotético de insetos. A lista é utilizada nas Tabelas 5.2 e 5.3.

1. Número de artículos no flagelo
2. Relação comprimento altura do olho composto
3. Número de cerdas no méron
4. Cor do esternito 1
5. Parâmeros na terminália masculina

SEQÜÊNCIA DOS TÁXONS TERMINAIS NAS MATRIZES

Se houver uma hipótese filogenética prévia de um grupo, ela pode servir para ordenar os táxons na matriz. Caso contrário, uma classificação, mesmo baseada em semelhança, pode ser o ponto de partida para a ordenação. A seqüência dos táxons pode seguir as relações de subordinação da classificação tradicional. Esse procedimento é mais eficiente que ordenar os táxons terminais por outros critérios, como a ordem alfabética. É *necessário*, no entanto, tomar os agrupamentos da sistemática tradicional criticamente, compreendendo que eles são apenas um ponto de partida. À medida em que forem encontradas sinapomorfias que mostrem que táxons que estavam separados na matriz devem formar um grupo monofilético, convém refazer a matriz com uma nova seqüência dos táxons nas linhas. A Tabela 5.1, por exemplo, contém uma lista de caracteres de um grupo hipotético de insetos. As Tabelas 5.2 e 5.3 contêm duas matrizes com a mesma informação, mas que ordenam diferentemente esses caracteres. É óbvia a facilidade com que se enxergam as semelhanças entre os grupos na Tabela 5.3.

Há diferentes tipos de matrizes de caracteres: matrizes pictóricas, matrizes não polarizadas e matrizes polarizadas. As duas primeiras muitas vezes são úteis e até necessárias para uma análise filogenética mais extensa, mas somente a última fornece dados para a construção de cladogramas. Para análise de congruência interna e outros recursos, há programas que geram cladogramas mesmo que os dados não estejam originariamente polarizados.

As matrizes pictóricas têm, basicamente, a tarefa de facilitar a visualização de homologias primárias e o levantamento de caracteres. Elas não incluem descrições de caracteres, mas, como o nome indica, desenhos de espécimes ou estruturas. Os desenhos de estruturas homólogas são ordenados em colunas, de maneira que seja possível comparar as várias condições de cada estrutura encontradas no grupo. A reconstrução de cladogramas depende unicamente da disponibilidade de caracteres. Uma recomendação importante para o andamento da análise filogenética bem sucedida é a capacidade do sistemata de visualizar diferenças entre espécies e grupos de espécies. Estruturas complexas contêm uma quantidade enorme de informação e, quando o número de táxons terminais da análise é grande, é quase impossível visualizar mentalmente todas as condições existentes de todas as estruturas estudadas, compará-las e localizar os caracteres efetivamente disponíveis. A matriz pictórica de caracteres facilita, assim, a detecção de caracteres em estruturas complexas, que normalmente apresentam diversas mudanças independentes em várias de suas partes. As Figuras 5.3 e 5.4

Tabela 5.2. Matriz não-polarizada dos caracteres da Tabela 5.1, em um grupo hipotético. O ordenamento dos táxons é ao acaso.

	1	2	3	4	5
A	8	0,8-0,9	9	amarela	-
B	14	1,3-1,5	3	marrom	+
C	10	1,1-1,2	8	1/2 anterior amarela	+
D	6	0,7-0,9	20	amarela	-
E	10	1,4-1,5	3	marrom	+
F	5	0,8	+30	amarela	-
G	10	1,2	2	1/2 anterior amarela	+
H	8	0,8	10	3/4 anterior amarela	+

Tabela 5.3. Matriz não-polarizada dos caracteres da Tabela 5.1, em um grupo hipotético. O ordenamento dos táxons é feito considerando que a série de transformação das antenas envolve uma redução no número de artículos.

	1	2	3	4	5
B	14	1,3-1,5	3	marrom	+
E	10	1,4-1,5	3	marrom	+
G	10	1,2	2	1/2 anterior amarela	+
C	10	1,1-1,2	8	1/2 anterior amarela	+
H	8	0,8	10	3/4 anterior amarela	+
A	8	0,8-0,9	9	amarela	-
D	6	0,7-0,9	20	amarela	-
F	5	0,8	+30	amarela	-

mostram matrizes pictóricas utilizadas na análise filogenética de diferentes grupos de insetos.

As matrizes não polarizadas são úteis na fase inicial de coleta de caracteres. Elas podem incluir referências a um valor numérico preciso, uma variação numérica, um pequeno desenho, uma descrição sumária de coloração, um sinal indicando presença ou ausência de uma estrutura etc. As Tabelas 5.2 e 5.3 são exemplos de matrizes não polarizadas. Em cada ponto da matriz, podemos acrescentar comentários indicando dúvidas ou outras informações. Se todos os caracteres forem séries de transformações com apenas um passo e não houver homoplasias, talvez não seja necessário construir uma matriz não polarizada, sendo possível construir diretamente uma matriz polarizada. Contudo, nos casos de séries mais complexas e/ou de muitas homoplasias, a preparação de uma matriz não polarizada pode ser muito útil.

O manuseio (adição, modificação e retirada de táxons e caracteres) das matrizes é uma etapa puramente técnica da análise, mas obviamente precisa ser executada de modo preciso. Ao longo do desenvolvimento da análise, há o risco de *perda de dados* e de *distorção de informação*. A perda de informação sobre caracteres descobertos é sempre um fato lastimável. Às vezes, só é possível lembrar à custa de muita concentração de um caráter descoberto mas não anotado ou cuja anotação foi perdida. Assim, *ao observarmos qualquer variação em uma estrutura entre os táxons terminais do grupo em estudo, devemos anotá-la imediatamente na lista de caracteres, mesmo que esse caráter possa ser abandonado mais adiante*. Se o caráter existe ou é um artefato, se é interpretável ou se não apresenta solução disponível, se é útil ou apresenta dezenas de surgimentos distintos, mais confundindo que esclarecendo, todas essas decisões sobre o "valor" dos caracteres devem ser tomadas posteriormente.

LISTA DE CARACTERES

A *lista de caracteres* de uma matriz é sempre uma *descrição* das condições de estruturas estudadas nos táxons terminais. A descrição do caráter deve indicar qual estrutura varia e que condições ocorrem. A lista de caracteres da matriz não polarizada indica apenas as condições da estrutura, de modo que ela é puramente descritiva (não interpretativa do ponto de vista de ser plesiomórfica ou apomórfica): a matriz apenas reflete o levantamento de dados. Ainda assim, ela já tem um grau considerável de abstração, pois embute hipóteses de homologia primária, separação entre condições supostamente distintas, amostragem da variação dentro de cada táxon terminal etc. A lista de caracteres da matriz não polarizada é utilizada durante o levantamento inicial de dados e normalmente não é publicada.

A lista de caracteres da matriz polarizada, por outro lado, é a fonte de informação do leitor sobre aquilo que o autor considera as condições plesiomórfica e apomórfica para cada caráter. A lista de caracteres é o "âmago" da análise, pois é sobre ela que as hipóteses filogenéticas se apoiam. Muitos caracteres permanecem como contribuições úteis, mesmo que as filogenias propostas depois se mostrarem incorretas para um ou mais níveis de generalidade.

Em muitas publicações, é fornecida apenas a condição apomórfica de cada caráter. Isso é bastante impróprio. É necessário, inclusive a título de clareza, que sejam fornecidas todas as condições de cada caráter, isto é, a plesiomórfica e a(s) apomórfica(s).

A matriz polarizada, assim, contém a informação da matriz não polarizada, reorganizada à luz da interpretação sobre o direcionamento das séries de transformações. Isso não é óbvio. Nas séries com três ou mais condições de caráter, haverá sempre diferentes opções sobre como ocorreu a série de transformação. Além disso, nas séries ramificadas, é necessário estabelecer as condições iniciais de cada condição mais apomórfica (o enraizamento). Isso faz com que a mesma matriz não polarizada possa ser transformada em matrizes polarizadas diferentes, dependendo de alguns pressupostos ao analisar a série de transformação.

A organização dos caracteres na lista pode obedecer a diferentes critérios. Aparentemente, o mais conveniente é agrupar os caracteres por estrutura ou por função, como, por exemplo, manter juntos os caracteres comportamentais, separados dos caracteres de morfologia, de alimentação, fisiologia, bioquímica e embriologia. Dentre os caracteres comportamentais, por exemplo, seria interessante reunir em blocos os caracteres de corte, nidificação, cuidados com a prole, defesa de território etc. Os caracteres de morfologia podem estar agrupados, por exemplo, em cabeça, tórax, asa etc. ou coloração, morfometria óssea etc. Isso facilita o acesso e o manuseio dos caracteres durante a operação de análise dos dados e,

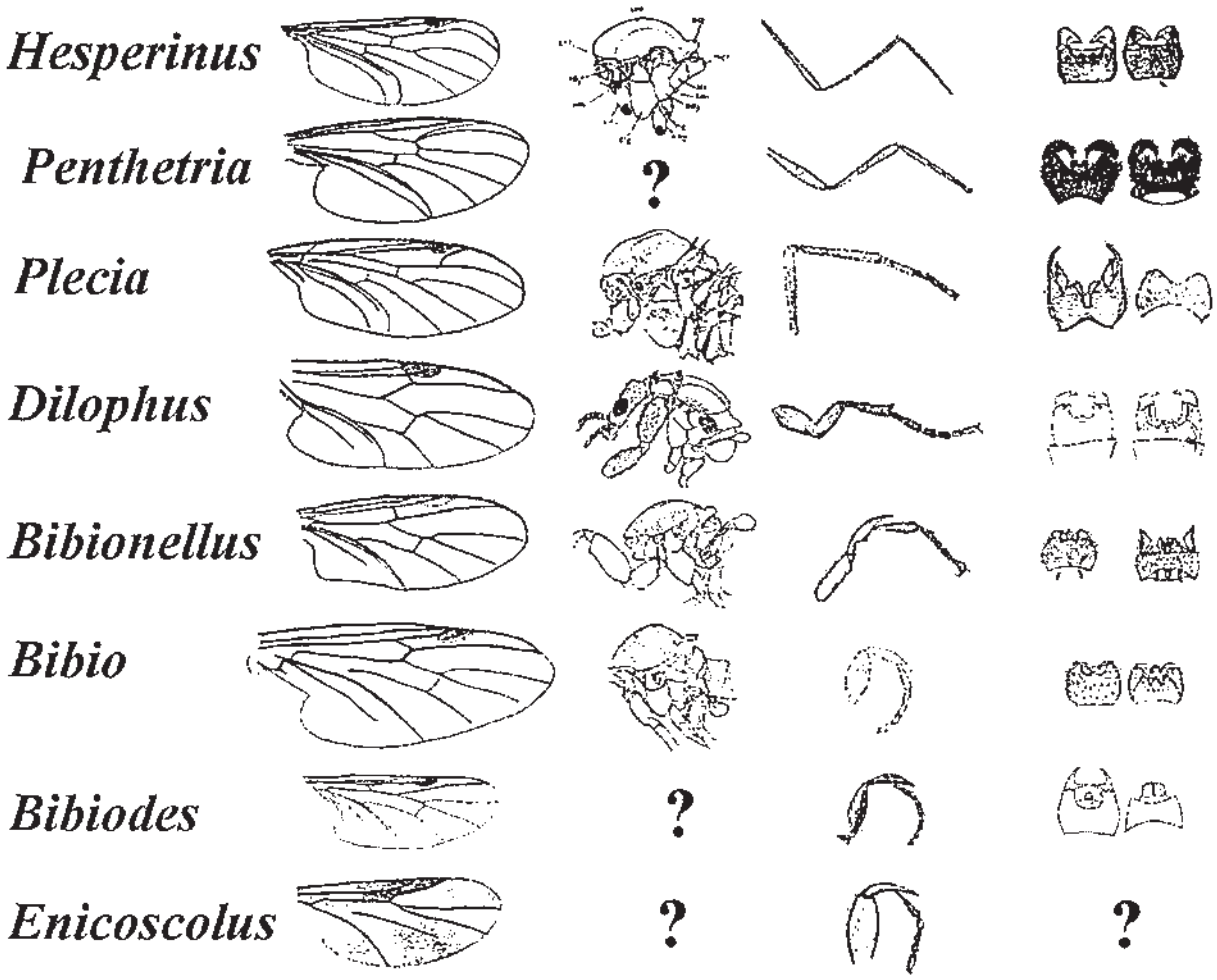


Figura 5.3. Exemplo de matriz pictórica, com desenhos de morfologia externa dos gêneros de Bibionidae (Diptera) (modificada de Pinto, 1992).

posteriormente, durante a leitura ou a consulta a uma publicação.

Por outro lado, as listas de caracteres sempre exigem uma numeração. É possível fazer um sistema provisório de numeração, com um par de algarismos (por exemplo, 2.1, 5.12, 12.23 etc.), substituído apenas na versão final do trabalho por uma numeração seqüencial. Esse artefato aparentemente simples mostra-se importante na prática. Como o ganho de caracteres é gradual, temos que fazer diversas versões da numeração para reordenar os caracteres (exceto se o critério de numeração dos caracteres no cladograma final for por ordem de descoberta). Alguns dos programas (como o TreeGardner) permitem armazenar a informação sobre os caracteres e reordená-los com facilidade, o que resolve a questão. Esse tipo de detalhe no processo de análise precisa ser comentado, pois há risco real de erro e confusão na transposição de dados entre diferentes versões de matrizes e listas de caracteres. Um pouco de experiência em análises mostra que problemas como esses acabam consumindo um tempo considerável até que sejam detectados (se é que são) e sanados.

CARACTERES NÃO COMPARÁVEIS

Um outro aspecto da construção de matrizes de caracteres, já em uma etapa operacional, são os problemas com a obtenção de informação. É necessário indicar na matriz os casos dos táxons para os quais não existe informação disponível. Os táxons sem informações podem ser elementos terminais de nosso grupo de análise, bem como um ou mais dos grupos externos. Há vários motivos possíveis para a falta de informação:

(1) os dados são de biologia (isto é, características da vida do animal, como alimentação, ciclo de vida, hábitat, nicho etc.) ou de fisiologia, bioquímica ou seqüenciamento, e o material disponível é de coleções de organismos fixados;
(2) os dados são de morfologia, mas não podem ser observados nos exemplares disponíveis (espécimens quebrados, apenas holótipos disponíveis, fósseis muito incompletos etc.);
(3) os dados são sobre macho, e não podem ser obtidos em espécies partenogenéticas;
(4) os dados referem-se a estruturas não estudadas antes na literatura;
(5) os caracteres são de estruturas que não existem em outras espécies.

Figura 5.4. Análises de matrizes pictóricas. Com os desenhos adjacentes de estruturas homólogas de diversas espécies (cuja seqüência é móvel), é mais fácil verificar séries de transformação, solução para problemas de homologia etc (fotos: Maria Virginia Urso-Guimarães).

Neste último caso, se as espécies forem externas ao grupo, a determinação da condição do caráter na sua origem pode ser difícil ou impossível. As variações na membrana nuclear encontradas em Mastigophora e Ciliata, por exemplo, não podem ser verificadas em bactérias; diferenças no funcionamento da bexiga natatória não podem ser comparadas com os Chondrichthyes ou os Agnatha; a forma das vértebras não pode ser verificada nos Cephalochordata; o número de artículos das pernas em Cheliceromorpha e em Gnathomorpha (dois grandes grupos de artrópodes), não pode ser verificado em Onychophora, Annelida ou Mollusca.

Todos os casos de informação não disponível são denominados genericamente de *não comparáveis* e costumam ser indicados por um sinal padronizado, colocado no ponto correspondente da matriz ("9", no PAUP; "?" ou "-", no Hennig86). Do ponto de vista da análise numérica, é indiferente o *motivo* pelo qual a informação não está disponível. Nesses casos, devemos considerar que os caracteres podem, em princípio, ser tanto plesiomórficos como apomórficos. Ainda que, do ponto de vista de uma análise numérica, não importe a razão da inexistência da informação na matriz, do ponto de vista da organização do conhecimento disponível, seria interessante diferenciar (com símbolos distintos na matriz) ao menos entre informações não acessadas por falta de oportunidade e informações impossíveis de acessar. Infelizmente, são raros os trabalhos em que se faz essa distinção.

POLARIZAÇÃO

A transposição dos dados de uma matriz não polarizada para uma matriz polarizada faz-se, como foi visto, com a comparação entre os dados obtidos do grupo em estudo com os dados dos grupos externos. Formalmente, os dados referentes aos grupos externos deveriam aparecer na matriz de caracteres. Contudo, é necessário esclarecer alguns pontos importantes quanto à análise de grupos externos. Em primeiro lugar, conceitualmente, não existe *um* grupo externo, no sentido de que ele seja um único táxon: *são grupos externos todas as espécies do Reino Animal, Vegetal e demais grupos de protozoários, bactérias e vírus que não pertencem ao grupo delimitado para estudo.* Assim, de modo geral, seria bom evitar de falar em "grupo externo", falando-se de grupos externos. Tampouco deve-se confundir grupo externo com grupo-irmão. O GRUPO-IRMÃO de um táxon é apenas o grupo externo filogeneticamente mais próximo do grupo de estudo. De modo geral, o grupo-irmão é o grupo externo que fornece mais dados aproveitáveis para a análise de polarização de caracteres (porque freqüentemente ele é o mais comparável). No entanto, de modo algum é o único grupo externo existente. Ainda que um táxon externo seja reconhecido como o grupo-irmão de um grupo em estudo, representantes apenas do grupo-irmão não são suficientes para uma análise segura de caracteres (a não ser que não haja outra informação disponível). Assim, *não é recomendável restringir as comparações de caracteres a um único táxon externo.* Pelo contrário, deve-se procurar ampliar tanto quanto possível o universo de táxons tomados para comparação. É muito comum, como será discutido abaixo, haver homoplasias e reversões entre os grupos externos e internos. Isso atrapalha a tomada de decisões sobre o plano básico do grupo de estudo e, conseqüentemente, a polarização da matriz, de modo que apenas uma boa amostragem de grupos externos pode solucionar casos mais difíceis. Isso está claramente demonstrado no trabalho de Nixon & Carpenter (1993), ainda que sob uma abordagem um pouco diferente.

Outro ponto importante é que *a matriz polarizada não contém suposições sobre a condição sinapomórfica ou homoplástica dos caracteres, expressando apenas hipóteses de idade relativa entre as condições de caracteres.* As interpretações, generalizações e suposições sobre origem única ou múltipla de cada caráter são feitas com a análise do conjunto dos dados da matriz, quando se constrói o cladograma. Essas inferências, como veremos adiante, são tomadas conforme critérios de parcimônia, considerando a distribuição de todos os caracteres. Assim, as matrizes indicam apenas plesiomorfias ou apomorfias, não sinapomorfias, homoplasias ou reversões.

VARIAÇÃO EM TÁXONS TERMINAIS

Na prática, comparam-se caracteres observando um ou mais *indivíduos* de cada espécie. Assim, a inclusão do nome de um táxon (em que nível for) em uma linha de uma matriz sempre corresponde a uma simplificação ou na generalização, visto que nunca examinamos *todos* os indivíduos dessa espécie, gênero, família etc. O procedimento de trabalhar com amostragens e fazer generalizações é inevitável. É necessário, no entanto, que esse aspecto não seja ignorado e que a matriz seja sempre considerada criticamente. Esse ponto poucas vezes tem sido explicitado e, aparentemente, sequer compreendido de modo apropriado em alguns trabalhos na literatura.

Muitas vezes, não há variação entre indivíduos de um táxon terminal: a mesma condição de um caráter é encontrada em todos os indivíduos de cada espécie que examinamos (e, no caso de um táxon supra-específico, em todas as espécies do grupo). Na análise filogenética de um

grupo, o que é enfocado é o que varia *entre* táxons terminais e não *dentro* de cada táxon terminal. Entretanto, muitas vezes, uma estrutura que não apresenta variação entre os membros de alguns ramos terminais é variável dentro de outros. Isto é, se os ramos terminais de um estudo são espécies, alguns indivíduos de algumas das espécies podem apresentar a condição plesiomórfica e outros a condição apomórfica; se os ramos terminais são gêneros, algumas espécies de um ou mais gêneros podem apresentar a condição plesiomórfica e outras, a condição apomórfica.

Qual é o significado desses casos, como são codificados na matriz e como se lida com eles na análise? Esses casos são relativamente complicados e necessitam de uma abordagem cuidadosa. No nível da espécie, essa variação corresponde a um *polimorfismo* e é um fenômeno populacional, em que dois ou mais alelos de um mesmo loco gênico coexistem –não houve fixação de nenhum dos alelos. Nos níveis acima da espécie, esse tipo de padrão às vezes é denominado "polimorfismo taxonômico". Em genética de populações, o termo polimorfismo indica a situação de transitoriedade de alelos, isto, é de diferente formas de um mesmo gene coexistindo em uma população ou espécie (que, em alguns casos, pode perdurar indefinidamente). A freqüência de um alelo pode variar de 0% (situação em que ele é eliminado) até 100% (quando há a fixação de uma das condições e, conseqüentemente, eliminação da outra ou das outras condições). Acima do nível da espécie, no entanto, não se trata de "oscilação": o que ocorre é que, dentro de um grupo monofilético supra-específico, pode haver mais de uma condição entre suas diferentes espécies. O fato de o grupo estar colocado como um táxon terminal é que faz parecer um "polimorfismo", mas na verdade é apenas um grupo que apresenta subgrupos com uma ou outra das condições explicitadas na matriz.

Para codificar esses casos, há que se criar uma convenção. A maior parte dos programas admite a inclusão dessa variação em táxons terminais codificada na matriz. Pela regra do grupo externo, havendo duas condições de uma estrutura no grupo interno, se houver uma delas nos grupos externos, esta deve ser a plesiomórfica. No entanto, a presença, entre as espécies pertencentes a táxons terminais, das mesmas duas condições que as encontradas no grupo externo, pode ser explicada por que: (1) houve erro na compilação de dados; (2) o grupo terminal que tomamos para estudo como supostamente monofilético na verdade é merofilético (o que é uma situação que sempre exige uma investigação cuidadosa); ou (3) o caráter em foco apresenta, de fato, a mesma condição apomórfica dentro e fora do grupo e, portanto, realmente há uma homoplasia envolvida.

A primeira possibilidade pode ser verificada –e, eventualmente, sanada– reexaminando as fontes de informação: os espécimens ou a literatura. A segunda pode ser verificada com o reexame crítico dos caracteres que sustentam a monofilia do táxon terminal envolvido. Eventualmente, a suposição inicial de monofilia pode ser reconsiderada e seria necessário reestruturar a análise para incluir como terminais subgrupos que, até então, estavam incluídos dentro de um único táxon terminal. Caso seja relativamente seguro que esse táxon terminal é monofilético, fica reforçada a terceira possibilidade, a ocorrência de homoplasia.

OTIMIZAÇÃO

Uma dúvida que agora se impõe é a seguinte: *dado que há duas condições de uma estrutura entre os táxons de um grupo e as mesmas duas dentro de um dos táxons terminais, qual dessas duas condições é a plesiomórfica*?

Em princípio, poder-se-ia esperar que a condição plesiomórfica exista ou que possa ser inferida na maioria dos grupos externos. Inversamente, a ampla distribuição nos grupos externos de uma das condições presentes dentro de um grupo seria uma primeira indicação de que ela possa ser tomada como plesiomórfica, mas há situações em que esse método não fornece resultados corretos. Na verdade, a determinação de qual é a condição plesiomórfica de um caráter dentro de um grupo só pode ser feita aplicando-se o princípio de parcimônia entre os grupos externos próximos ao grupo em estudo. Uma análise de parcimônia, no entanto, só é possível determinando quem é o grupo-irmão do grupo interno (e de preferência, também os grupos-irmãos em níveis inferiores). Ou seja, uma solução mais definitiva para caracteres com variação dentro e fora de um grupo só pode ser obtida com uma análise filogenética em um nível mais abrangente, determinando ao menos quem é o grupo mais próximo ao grupo interno.

Essas várias situações na polarização das condições encontradas nos grupos externos estão representadas na Figura 5.5. O procedimento técnico para a solução desse tipo de problema é denominado *otimização* (veja também o Capítulo 6). Aqui, ele é discutido no contexto da polarização de caracteres que variam no grupo interno, mas, na verdade, é apenas uma outra face da parcimônia.

A Figura 5.5A mostra a situação mais simples, em que não há dúvida sobre a condição plesiomórfica de A. Na Figura 5.5B, há espécies externas que não apresentam nenhuma das condições da série de transformação do grupo interno, mas há outras espécies com a condição A. Nesses casos, é possível que a condição M seja ou não ainda mais plesiomórfica que A, mas não resta dúvida de que B é apomórfico em relação a A. A Figura 5.5C corresponde aos casos em que nenhum dos grupos externos apresenta o caráter nas condições encontradas dentro do grupo e a polarização não pode ser feita por comparação com grupos externos.

Muitos casos de caracteres não comparáveis em grupos externos podem ser polarizados através de otimização entre os membros do grupo interno (isto é, em grupos externos funcionais; veja adiante). A situação na Figura 5.5D indica que pode haver reversão ou homoplasia, mas a resposta só pode ser obtida com a determinação, ainda que tentativamente, das relações entre os grupos em um nível maior de generalidade (Figs. 5.5E-F). Na Figura 5.5E, os grupos que apresentam a condição B pertencem ao mesmo ramo e há espécies mais próximas e mais distantes do grupo em estudo com a condição A. Nessa situação, é muito mais parcimonioso (isto é, requer um menor número de modificações) admitir que a condição B é apomórfica e que surgiu duas vezes, dentro e fora do grupo de estudo. A Figura 5.5F mostra que o grupo-irmão imediato e outro em um nível

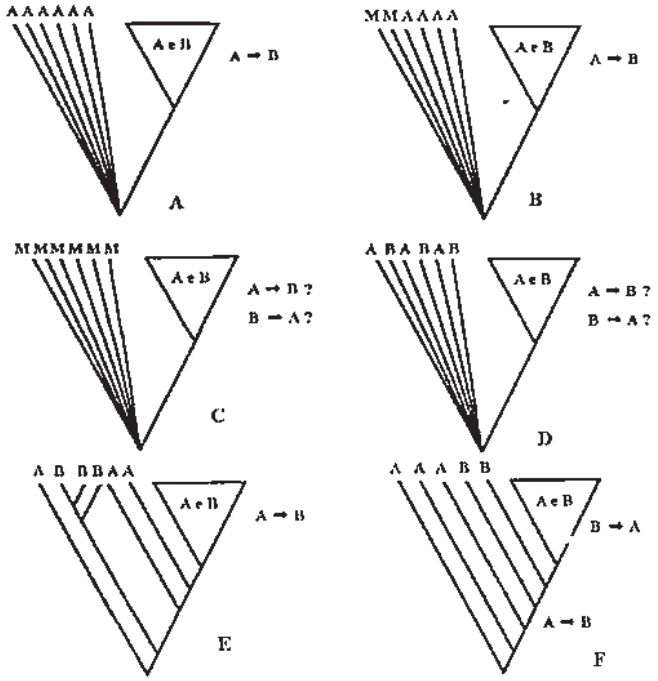


Figura 5.5. Diversas situações de compartilhamento das condições encontradas de caracteres dentro de um grupo em relação aos grupos externos (veja discussão no texto).

imediatamente inferior apresentam a condição B. Nesse caso, seria mais parcimonioso considerar esse um caso de reversão, com a passagem de A para B fora do grupo e, dentro do grupo, B ser a condição plesiomórfica a partir da qual a condição A surgiu.

De modo geral, a otimização é um procedimento simples e pode ser aplicado sem maiores problemas para a maioria dos caracteres. *Pode haver dificuldade na polarização de alguns caracteres, mas isso não invalida a polarização dos demais caracteres e, conseqüentemente, de suas respectivas hipóteses de monofilia.* Assim, apesar dessas dificuldades, a análise pode progredir consideravelmente. A viabilidade de uma análise filogenética depende (entre outras coisas) da proporção de caracteres com problemas de polarização.

Deve-se procurar compreender com clareza os casos apresentados na Figura 5.5, pois são os mais simples. Sem dominá-los, será difícil lidar com situações mais complexas. Em algumas circunstâncias, surgem caracteres com estados múltiplos aparecendo dentro e fora do grupo de estudo. Nessas situações, é necessário um estudo muito detalhado de homologia primária das condições apresentadas pelos vários grupos, internos e externos, e de definição dos estados. Erros nessa etapa geram "ruído" na matriz e afetam o trabalho de otimização conjunta dos caracteres. Posteriormente, será necessário fazer um análise cuidadosa das várias condições, para tentar criar uma série de transformação não linear, além solucionar o problema de homoplasias entre os grupos externos e internos.

GRUPOS EXTERNOS FUNCIONAIS

Em algumas situações, a solução inicial de alguns níveis da filogenia do grupo interno fornece soluções para a polarização de caracteres de difícil análise. Na verdade, o raciocínio para a polarização depende da comparação com grupos externos a um grupo monofilético qualquer (e não necessariamente externo ao grupo de estudo). Assim, com um ou poucos níveis internos resolvidos, formam-se grupos monofiléticos menores que, por sua vez, passam a permitir a polarização em níveis menores. Caracteres que variem nesses grupos menores podem ser polarizados comparando as condições encontradas com os ramos mais basais do grupo de estudo. A isso denomina-se *grupo externo funcional* (Watrous & Wheeler, 1981), ou seja, comparações com grupos internos, mas que funcionam como externo para um grupo monofilético mais restrito.

No exemplo da Figura 5.6, encontra-se uma situação inicial (Fig. 5.6A) na qual, por alguma limitação, não é possível polarizar as condições homólogas "a" e "b" utilizando grupos externos. No entanto, um outro caráter (1),

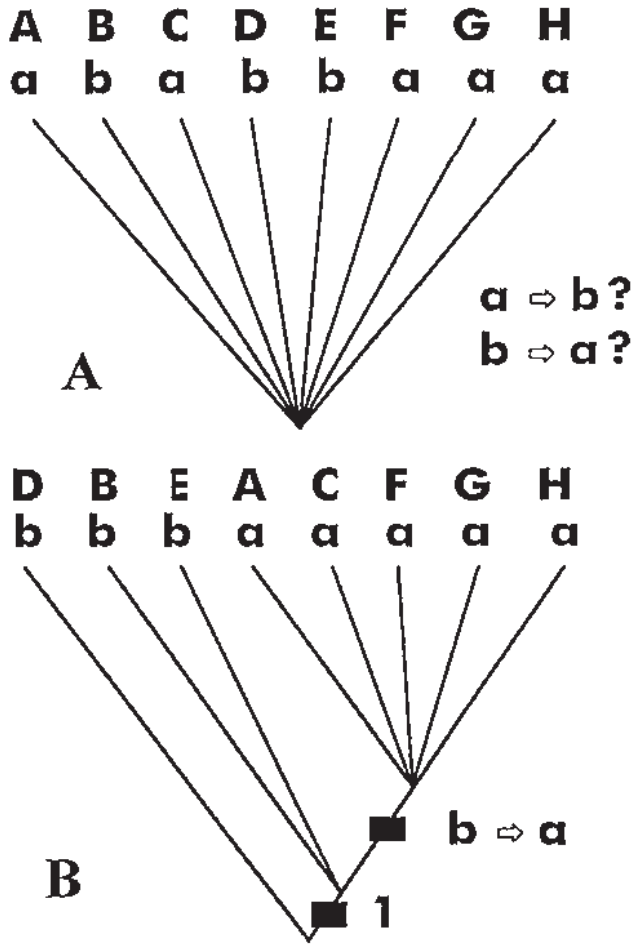


Figura 5.6. Polarização de caracteres por "grupos externos funcionais." A. Alguma dificuldade na comparação com grupos externos impede a determinação de polaridade do caráter. B. A polarização de um outro caráter, 1 indica um grupo monofilético interno, reunindo todos os táxons terminais, exceto D. Isso indica um grupo-monofilético menor {A, B, C, E, F, G, H}, dentro do qual são encontradas condições "a" e "b"; em um grupo externo a esse —D— é encontrada a condição "b", indicando "a" como apomórfica e delimitando o grupo {A, C, F, G, H} como monofilético.

polarizado utilizando os procedimentos normais, indica a existência de um grupo monofilético menor, dentro do grupo inicial de estudo (Fig. 5.6B). Com isso, passa a haver um grupo monofilético menor {A, B, C, E, F, G, H} dentro do qual as duas condições, "a" e "b", são encontradas. Um grupo externo imediato, D, apresenta a condição "b". Isso permite a polarização da série de transformação, sendo "b" a condição plesiomórfica, indicando o grupo monofilético correspondente.

A polarização de alguns caracteres, portanto, dá alguma resolução ao cladograma internamente e é possível polarizar outros caracteres antes não polarizáveis –devido a problemas de condições não comparáveis, falta de informação ou conflito de caracteres entre os grupos internos e externos.

GRUPOS EXTERNOS NAS MATRIZES

Em uma primeira etapa, convém incluir na matriz de caracteres polarizados várias linhas referentes aos grupos externos, para facilitar as comparações. As análises bem feitas normalmente são realizadas com um número grande de grupos externos. Às vezes, a disponibilidade de informação não é igual para todos os grupos externos. Em alguns, pode haver informação, por exemplo, para comportamento; em outros, para morfologia de asa; em outros, para morfologia de tórax ou terminália etc. Assim, havendo um número maior de grupos externos, a falta de informação sobre alguns caracteres para algumas espécies externas é complementada pelas informações dadas por outras espécies.

Uma análise extensa, no entanto, geraria uma tabela com dezenas de espécies externas, nem todas com as mesmas informações. A informação ausente nesses grupos externos gera muitos pontos não comparáveis na matriz. Além disso, um bom sistemata conhece muito mais espécies externas do que é possível incluir em uma matriz de caracteres. Assim, não é exeqüível incluir todo o conhecimento disponível para os grupos externos em uma única matriz e sequer o tempo computacional para analisá-la é viável. Por exemplo, ao estudar as relações entre as espécies de um gênero de aves, *um bom especialista tem em mente dezenas, centenas ou, em alguns casos, milhares de espécies externas*. A inclusão de toda a informação externa é o ideal, conforme apregoado pelas técnicas cladísticas (veja o Capítulo 13), mas o tempo de preparação de uma matriz com essas proporções, além do próprio tempo computacional da execução da análise, pode ser completamente inviável. Na verdade, a matriz de dados para a polarização de caracteres corresponde *a todo o conhecimento de um especialista sobre todos os grupos externos ao grupo de estudo*.

De fato, quem utiliza umas poucas dezenas de espécies[1] externas como linhas na matriz corre riscos grandes de cometer erros primários na polarização dos caracteres no grupo interno, por conta de uma amostragem insuficiente. Portanto, em várias ocasiões pode ser necessário fazer inferências mais ou menos completas para o plano básico de determinados grupos externas.

Assim, a afirmação de que a implementação da análise de parcimônia não depende *necessariamente* do conhecimento prévio de polaridade (veja Ferrarezzi & Marques, 1997:177) é correta. No entanto, a determinação da polaridade dos caracteres no grupo de estudo por enraizamento na comparação com uma amostragem limitada de grupos externos corre riscos grandes de distorção. Portanto, a qualidade de uma análise não depende necessariamente do número de linhas relativas a grupos externos em uma matriz, mas de uma correta compreensão da evolução dos caracteres levando em conta o maior número possível de espécies externas, mesmo que isso seja representado na matriz por planos básicos de grupos externos.

O procedimento alternativo é reconstruir o *plano básico* do grupo. Esse plano básico, se corretamente construído, é a melhor fonte de decisões sobre polaridade dos caracteres para o grupo interno. A construção do plano básico é feita com um estudo cuidadoso de otimização em vários níveis da filogenia em grupos externos e interno dos caracteres considerados na análise do grupo de estudo. Ou seja, a construção do plano básico normalmente depende da existência de alguma informação sobre as relações do grupo de estudo em um nível mais abrangente, como já foi comentado anteriormente. O estudo de Ferrarezzi & Gimenez (1996) é um excelente exemplo de como reduzir a informação de um grande grupo como Chiroptera a uma única linha, correspondente à reconstrução do plano básico (ou seja, das características da espécie ancestral) do grupo. Em uma publicação, os resultados dessa etapa da análise devem ser apresentados e discutidos cuidadosamente antes da apresentação da lista de caracteres. A partir dessas conclusões, pode ser feita a polarização de todos os caracteres. Desse modo, os dados relativos aos grupos externos são resumidos a uma única linha na matriz, que representa a reconstrução da espécie ancestral do grupo.

Os programas de análises filogenéticas numéricas geram árvores que incluem como terminais todos os táxons que estão nas linhas. Com isso, se colocarmos uma linha que representa a síntese do conhecimento dos grupos externos, como um "ancestral hipotético", ele aparecerá como ramo terminal na base da evolução do grupo, o que é incorreto. O problema, no entanto, não é da análise, mas da representação gráfica dos resultados. Ao representarmos os resultados da análise numérica, o ramo correspondente ao plano básico ou ancestral deverá ser retirado.

ESTADOS NA MATRIZ: CARACTERES ORDENADOS/NÃO ORDENADOS

Em cada ponto, a matriz de caracteres polarizados contém apenas informação sobre a condição plesiomórfica ou apomórfica dos caracteres ou indicação de desconhecimento. Séries lineares, com duas ou mais etapas, costumam ser lançadas em uma única coluna. Nas matrizes em que a informação sobre a condição dos caracteres é

[1] É necessário lembrar que, em uma linha de uma matriz, os dados sobre uma espécie são tão "reais" ou "irreais" quanto sobre qualquer grupo monofilético supraespecífico. Com exceção das espécies que têm na natureza uma única população (e mesmo para essas haveria dificuldade com os polimorfismos), todas as representações corretas da condição de uma espécie em uma matriz dependem de uma reconstrução do plano-básico a partir da variabilidade interpopulacional, que raramente é feita. Isso raramente é feito e trabalhamos apenas com simplificações por causa de uma amostragem limitada.

apresentada de forma numérica, a condição plesiomórfica, de modo geral, é lançada como 0 e a apomórfica, como 1; quando há mais de uma condição apomórfica em uma série linear, 1, 2, 3 etc.

Alguns programas de análise filogenética numérica aceitam matrizes em que os dados são referidos por letras, sendo a condição plesiomórfica lançada como A e as sucessivas condições apomórficas como B, C, D etc. O sistema de notação que utiliza "-" para plesiomórfico e "+" para apomórfico só permite apresentar em cada coluna séries com um único passo (isto é, com dois estados apenas).

Em alguns programas, o procedimento automático dos programas (*default*) entende que os caracteres codificados com "1", "2" e "3" representam estágios sucessivos de uma série linear de transformação, em que, *para passar de "1" para "3", um caráter deve consumir dois passos* (Figura 5.7). Quando há um alongamento gradual de uma estrutura, começar, por exemplo, pela condição mais curta (0) e chegar na mais longa (2) requer passar pela condição intermediária (1). Nesse caso, quando fazemos a análise, há motivos para indicar que a passagem de 0 para 2 requereria duas novidades evolutivas, em uma análise de parcimônia. Em outras situações, no entanto, não há motivo para considerar que, para passar de uma condição para outra tenhamos que passar por uma terceira. Nesse caso, 0, 1 e 2 representam apenas condições diferentes e, no cálculo de parcimônia, passar de 0 para 2 demanda somente um passo.

Séries de transformação com apenas dois passos são sempre ordenados. Apenas no caso de séries de transformação com estados múltiplos (três ou mais condições), podemos entender que as condições devem ou não ser ordenadas. Em princípio, não há porque considerar o critério "ordenado" ou "não ordenado" como intrinsecamente melhores, embora muitos trabalhos apresentem o critério não ordenado como mais imparcial. Há situações em que não ordená-los permitiria séries de transformação muito menos prováveis (Fig. 5.7B). Colocar todos os caracteres como não ordenados corresponderia a afirmar que todas as hipóteses de evolução de caracteres são equiprováveis. Ou seja, transferimos ao computador (ou seja, à análise numérica do conjunto dos dados por procedimentos de parcimônia) a responsabilidade de descobrir por nós a polaridade e a ordem da série de transformação. O sucesso da análise –a recuperação da árvore verdadeira– vai depender,

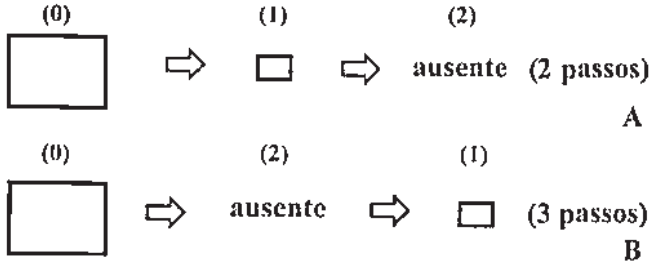


Figura 5.7. Contagem de passos em séries de transformação "ordenadas" ou "aditivas". A. A série de transformação aceita implica em apenas dois passos. B. A passagem de 0 para 2 corresponde a dois passos, de maneira que a série de transformação completa exige que sejam contados três passos.

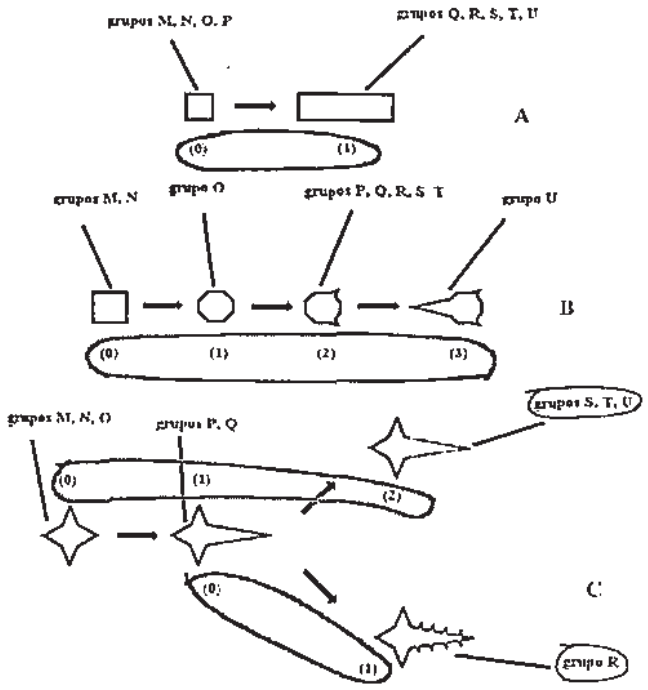


Figura 5.8. Diferentes tipos de séries de transformação, com a maneira de lançar as várias condições encontradas em matrizes de caracteres (veja a matriz da Tabela 5.4). A. Série de transformação linear com apenas dois passos, indicados na matriz como 0 e 1, respectivamente para a forma plesiomórfica e apomórfica. B. Série de transformação linear com quatro condições –a forma mais plesiomórfica é indicada na matriz como 0 e as outras formas sucessivamente como 1, 2 e 3. C. Série de transformação de estados múltiplos ramificada, na qual duas condições apomórficas diferentes derivam de uma mesma condição plesiomórfica –a codificação pode ser feita criando uma seqüência envolvendo três passos (0, 1 e 2) e outra série de transformação separada, com dois passos (0 e 1). Note que todos os grupos exceto R são plesiomórficos para a segunda série de transformação, uma vez que elas não possuem o passo em direção à condição apomórfica.

nessa situação, da qualidade do restante dos dados. Se houver, muitas homoplasias, reversões, erros de codificação e de homologia, a possibilidade de que o ordenamento das séries de transformação de estados múltiplos seja correto fica proporcionalmente mais baixa.

As recomendações dadas aqui quanto à ordenação de caracteres serão reforçadas no Capítulo 12. Em primeiro lugar, esse não é simplesmente um problema computacional, mas de codificação e de como apresentar os dados para a análise numérica. O que os programas fazem é apenas executar com eficiência um estudo de otimização de cada caráter particular face ao conjunto dos demais caracteres. A questão subjacente, no entanto, é que, no momento em que deixamos os caracteres múltiplos como não ordenados na matriz final, reconhecemos que não fomos capazes de compreender sua evolução com confiança suficiente para ordená-lo. Essa falta de confiança pode ser indicação de que há outros erros nessa fase, particularmente de homologia primária, definição das condições, identidade das condições propostas nos vários grupos, além das próprias dúvidas sobre polaridade e seqüência de modificações. Assim, em princípio, não há problemas em lidar com caracteres como não

Tabela 5.4. Matriz com os caracteres polarizados da Figura 5.7. O caráter 1 corresponde à série de transformação da Figura 5.7A; o caráter 2, à da Figura 5.7B; os caracteres 3 e 4, à da Figura 5.7C.

	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
1	0	0	0	0	1	1	1	1	1
2	0	0	1	2	2	2	2	2	3
3	0	0	0	1	1	1	2	2	2
4	0	0	0	0	0	1	0	0	0

ordenados em uma análise computacional. O risco está nos erros de premissa que possam estar embutidos nos caracteres e que irão gerar ruído na análise.

CARACTERES MÚLTIPLOS

A Figura 5.8 mostra três séries de transformação de estruturas hipotéticas. Numa delas (Fig. 5.8A), há apenas dois estados. A Figura 5.8B mostra quatro estados, um plesiomórfico inicial e três sucessivamente apomórficos, em uma seqüência linear. A série da Figura 5.8C contém quatro condições, uma plesiomórfica inicial, uma apomórfica intermediária e duas outras derivadas independentemente a partir dela. Séries não lineares, como a da Figura 5.8C, podem ser expressas graficamente, mas não em uma única linha na matriz. Assim, uma seqüência linear de três passos pode ser acomodada em uma linha e a outra transformação da condição apomórfica intermediária (encontrada em P e Q) em outra série independente com apenas dois passos (apomórfica em R). A Tabela 5.4 mostra como os estados dessas séries podem ser lançados em uma matriz polarizada. Alguns programas numéricos constróem séries não lineares, como a da Figura 5.8C, a partir de condições originadas de uma única linha de matriz, simplesmente admitindo que as condições "0", "1", "2" e "3" não são ordenadas.

Compreender os caracteres múltiplos é uma das atividades mais difíceis da análise filogenética. Em muitos trabalhos, esses caracteres são simplesmente abandonados (com uma perda importante de informação) ou subdivididos arbitrariamente, aceitando a opção não ordenada, muitas vezes gerando erros e ruído na análise. Zeppelini (2001) fez uma discussão extensa e cuidadosa das propostas feitas na literatura sobre ordenação de séries de transformação complexas, especialmente a partir das contribuições de Mickevich (1982), Mickevich & Lipscomb (1991) e Mickevich & Weller (1990).

Lembre-se de que, mesmo com essa opção, os problemas de homologia primária devem ser considerados com cuidado, pois cada erro na matriz gera problemas na análise conjunta dos caracteres com os critérios de parcimônia. O Capítulo 12 avança um pouco mais na discussão da ordenação de caracteres múltiplos.

NATUREZA DOS DADOS DE MATRIZES

Finalmente, cabe analisar ao menos superficialmente as matrizes de caracteres do ponto de vista da natureza de seus dados. Em primeiro lugar, as matrizes representam uma redução com um conjunto de generalizações sobre a realidade biológica, feitas a partir de uma amostragem limitada (como toda a ciência empírica). A não ser excepcionalmente (de modo geral, em análises fenéticas), as matrizes não acumulam informações sobre indivíduos, mas sobre entidades supra-individuais: populações, espécies ou táxons associados a categorias supra-específicas.

Cada ponto da matriz contém uma afirmação geral do tipo "o táxon *x* apresenta a condição *r* do caráter *n*." Por vários motivos, isso não quer dizer *estritamente* "todos os indivíduos pertencentes ao táxon *x* apresentam a condição *r* do caráter *n*." A informação contida na matriz, na verdade, significa "*o táxon* x *supostamente apresenta em seu plano básico a condição* r *do caráter* n." É possível que, ao longo da evolução do táxon *x*, o caráter *n* tenha alterado sua condição inicial r para uma outra, a qual, inclusive, pode ser uma reversão. Em síntese, é sempre lançada na matriz a condição mais plesiomórfica dentre as várias condições desse táxon, quando há mais de uma. Em uma matriz da ordens de Insecta, o caráter "presença de asas anteriores/ausência de asas anteriores", por exemplo, seria lançado como apomórfico para os Siphonaptera, mas como plesiomórfico para Diptera, independentemente do fato de existirem talvez dezenas de subgrupos de Diptera em que as asas anteriores estejam ausentes. Alguns autores preferem lançar na matriz a condição plesiomórfica para esses casos, mas se formos trabalhar estritamente com esse critério, uma proporção muito grande de táxons terminais nas matrizes deveriam ser lançados como polimórficos, pois é bastante comum a existência de indivíduos ou espécies que em algum grau apresentam variações.

Considere, por exemplo, a matriz da Tabela 5.5. Se os táxons A-D forem espécies, o caráter 1 poderia ser a condição de um loco gênico: (0) presença de um alelo plesiomórfico A_1 e (1) presença de um alelo apomórfico A_2. A espécie D, no entanto, poderia ter em parte da população

Tabela 5.5. Matriz de caracteres de um grupo hipotético, com seis caracteres e quatro táxons que podem ser espécies ou grupos monofiléticos supra-específicos. Não importa se uma determinada condição de um caráter é ou não encontrada em todos os membros do táxon; a condição a ser lançada na matriz em um determinado ponto é aquela suposta para o plano-básico do grupo.

	1	2	3	4	5	6
A	0	0	0	1	1	0
B	0	1	0	0	0	0
C	1	1	0	0	0	1
D	1	1	1	0	0	0

nesse mesmo loco um alelo A_3 modificado de A_2. Isso não implica em alteração da representação do caráter nesse ponto da matriz. Por outro lado, esses mesmos táxons A-D podem ser famílias monofiléticas. Nesse caso, digamos que o caráter 2 tinha sua condição apomórfica compartilhada por B, C e D. Ainda que D possuísse 1000 espécies, das quais 800 apresentem essa condição *secundariamente* perdida, se houver certeza de que essa é uma reversão dentro do grupo, no ponto "2-D" (caráter 2 no grupo D) da matriz, poderá ser lançada a condição "1". Em síntese, na matriz, será sempre lançada a condição do plano básico (ou seja, a mais plesiomórfica encontrada).

Assim, as matrizes não contêm informação "primária" ou "neutra", mas se apoiam sobre um número grande de premissas, suposições e generalizações, o que exige uma visão crítica de seus dados. As matrizes apenas não têm, como foi discutido acima, uma interpretação sobre o nível de generalidade do surgimento das condições apomórficas, (isto é, apomorfias podem ser compartilhadas nas matrizes devido a sinapomorfias e a homoplasias, enquanto que plesiomorfias podem ser compartilhadas devido a simplesiomorfias e a reversões).

As *diagnoses* (uma lista de características consideradas suficiente para identificar um indivíduo como pertencente a um grupo) de espécies ou outros táxons são generalizações, como ocorre nas matrizes, mas as diagnoses tradicionais misturam plesiomorfias e apomorfias e incluem apenas parte dos caracteres conhecidos para o grupo. As matrizes, por sua vez, correspondem a uma diagnose ampliada dos táxons nela incluídos, incluindo informação para o grupo sobre todos os caracteres. Mas ainda assim, são generalizações. Por outro lado, é interessante observar que as afirmações incluídas nas matrizes são claras e explícitas. Isso facilita muito a verificação posterior, o questionamento e, eventualmente, a rejeição e a substituição da informação, o que confere à matriz um caráter heurístico extremamente superior como depósito de informação.

Bibliografia Recomendada

MARSHALL, S. 1989. Systematics of *Bitheca*, a new genus of New World Sphaeroceridae (Diptera). *Syst. Entom. 12*:355-380.

MIKEVITCH, M.F. 1982. Transformation series analysis. *Syst. Zool. 31*:461-478.

WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*.New York, John Wiley & Sons.

Bibliografia Adicional

ARCHIE, J.W. 1985. Methods for coding variable morphological features for numerical taxonomic analysis. *Syst. Zool. 34*:236-245.

GOLOMAN, N. 1988. Methods for discrete coding of morphological characters for numerical analysis. *Cladistics 4*:59-71.

HILLIS, D.M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 18*:23-42.

MADDISON, W.P. 1989. Reconstructing character evolution on polytomous cladograms. *Cladistics 5*:365-377.

PIMENTEL, R.A. & R. RIGGINS. 1987. The nature of cladistic data. *Cladistics 3*:201-209.

PINTO, L.G. 1992. *Análise filogenética e biogeografia dos Bibionidae (Diptera: Bibionomorpha)*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa.

WYSS, A.R., M.J. NOVACEK & M.C. MCKENNA. 1987. Amino acid sequences versus morphological data and the interodinal relationships of mammals. *Mol. Biol. Evol. 4*:99-116.

Dalton de Souza Amorim

Capítulo 6
Informação em cladogramas

"Portanto, é possível arranjar os seres naturais animados em inúmeros sistemas diferentes, dependendo de qual dessas diferentes relações foi investigada. As diferenças entre todos os sistemas são determinadas pelas relações particulares das quais eles são uma expressão concreta." (Willi Hennig, *Phylogenetic Systematics*, p. 4)

Ao se discutir a contribuição de Darwin e de Wallace à Biologia, quase sempre é dada ênfase à questão do *modelo* proposto para explicar como as espécies teriam se modificado ao longo do tempo. Do ponto de modelos que consideram a possibilidade de mudança das espécies, eles não foram originais ou pioneiros. Antes deles, Maupertuis (1745), Diderot (1754), Buffon (1761), Leibniz (1765), Erasmus Darwin (1794) e Lamarck (1800), além de ao menos outros vinte autores, propuseram modelos e explicações que contrariam a idéia de que as espécies não são fixas em sua natureza, ou seja, em que havia um componente evolutivo expresso (vèja Papavero & Llorente-Bousquets, 1994). Certamente, o modelo de Darwin e Wallace de seleção e adaptação como explicação para o processo de mudança, no contexto de impossibilidade de crescimento ilimitado do tamanho das populações, mostrou-se mais robusto que os demais, o que lhes deu uma projeção muito maior.

Uma das diferenças mais importantes entre o trabalho de Wallace e Darwin e todas as contribuições anteriores, entretanto, é a idéia de que *as espécies conectam-se entre si em espécies ancestrais, em uma árvore que liga todos os seres vivos, inclusive a espécie humana* (Figura 6.1). Essa é uma característica ímpar e de enormes conseqüências do trabalho deles que apenas raramente é destacada como uma grande contribuição. De fato, mais do que a questão da mera "mutabilidade" das espécies, a interligação *entre todas as espécies*, incluindo a humana, foi –e ainda é– uma fonte de resistência ao assim chamado "darwinismo". As propostas anteriores, limitadas em escopo, em grau de divulgação e em compreensão real do que implica o processo evolutivo,

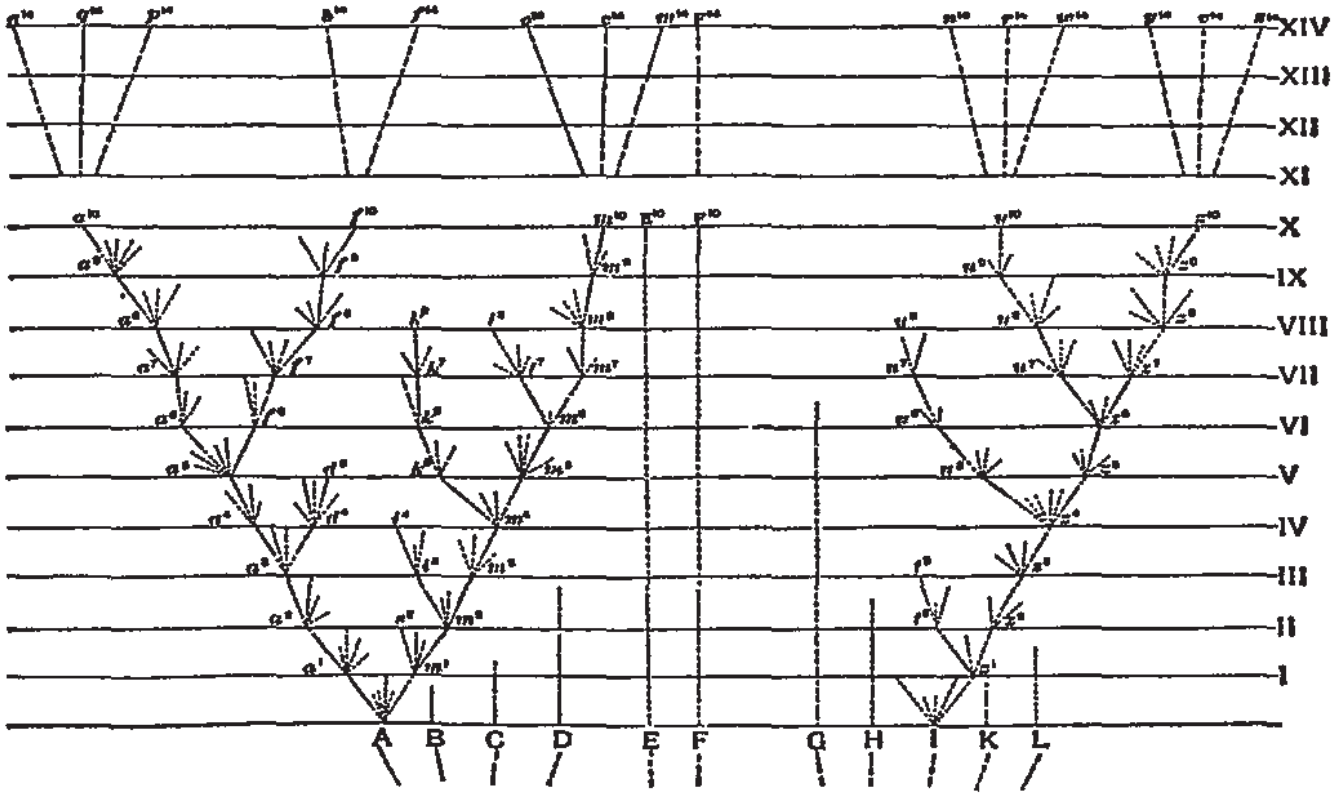


Figura 6.1. Figura de Darwin (1859) mostrando a inter-relação entre espécies atuais em espécies ancestrais.

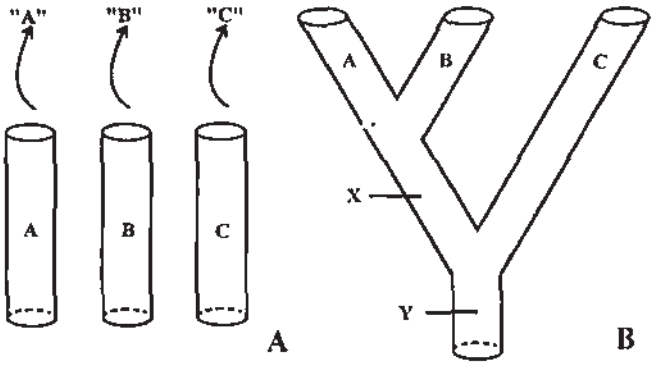


Figura 6.2. Uma comparação simplificada entre o modelo platonista e o modelo filogenético de origem das espécies. No modelo platonista (A), os indivíduos de cada espécie, com todas as suas características, são meras cópias de tipos ideais e não há qualquer conexão histórica entre as espécies ou suas características. No modelo filogenético (B), as espécies atuais são descendentes de espécies ancestrais e as características das espécies atuais são cópias, modificadas ou não, de características que existiam nessas espécies ancestrais.

comentavam apenas sobre alguns aspectos para a geração de variedades e raças dentro de cada espécie e, nesse sentido, não provocavam maior polêmica. De fato, um modelo de *filogênese* conectando as espécies materialmente se contrapõe não apenas a uma visão criacionista de mundo, no sentido da interpretação literal do *Genesis*, mas também ao modelo idealista platônico, em que cada espécie corresponde ao conjunto de indivíduos que são cópias imperfeitas de um mesmo tipo ideal. Na visão platonista, não há qualquer conexão material ou histórica entre as espécies. A ausência de ligação entre as espécies é típico de todas as visões pré-evolucionista, e persiste fortemente ainda hoje: o ser humano ainda considera-se "separado" do restante dos animais, plantas e outros organismos, ou seja, em grande extensão, não se identifica com a natureza biológica.

Ao se propor a existência de uma filogenia que conecta as espécies, passamos de modelos em que as espécies são entidades estanques (imutáveis e desconectadas umas das outras) para um modelo em que não apenas as espécies, mas também suas características são conectadas historicamente. A única figura do livro *A Origem das Espécies*, de Charles Darwin (1859), é um diagrama filogenético (Fig. 6.1). É interessante observar, no entanto, que, apesar de revolucionária, as implicações do conceito de uma *filogenia* para a compreensão da diversidade biológica levaram mais de cem anos para serem compreendidas de modo mais amplo. No modelo evolutivo filogenético, as características de cada espécie não são vistas como pertencentes a ela –diferente do modelo idealista platônico. As características que uma espécie apresenta são apenas o resultado da herança, com ou sem modificações, de características homólogas que existiam em suas espécies ancestrais e das ancestrais de suas ancestrais, até o início da vida. Tudo está conectado.

FILOGENIAS, CLADOGRAMAS, ÁRVORES FILOGENÉTICAS

Vimos que o conceito mais central por trás da idéia

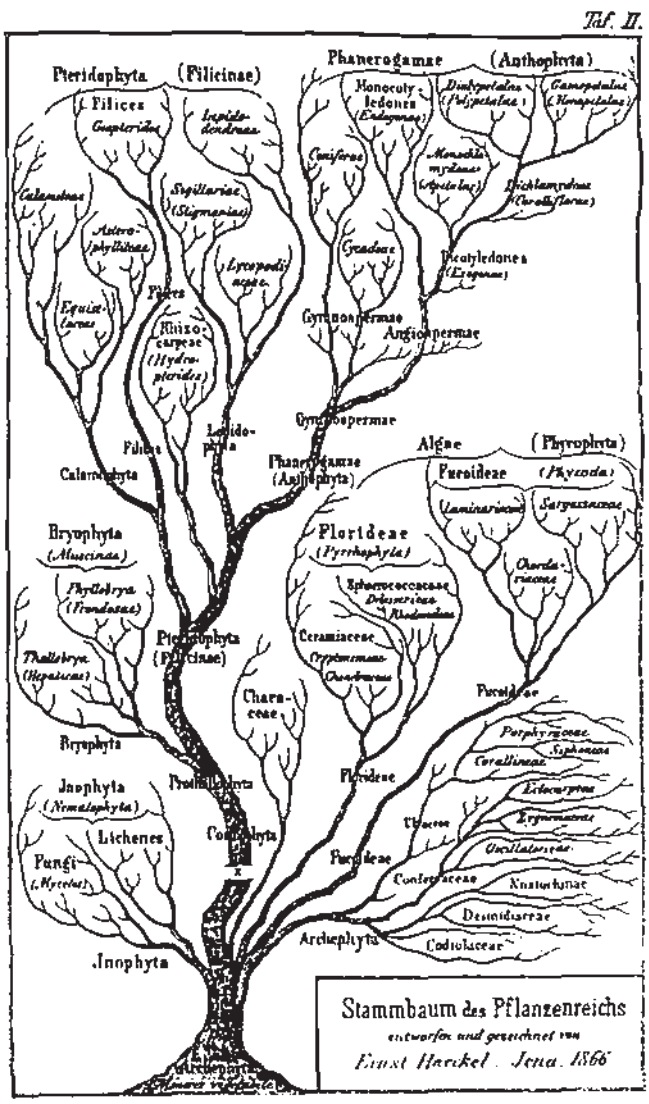


Figura 6.3. "Árvore filogenética" de Haeckel (1866) para as relações entre os grandes grupos de vegetais. Esta talvez seja a primeira filogenia proposta para as relações entre grandes grupos de organismos.

da filogenia é a de ancestralidade entre espécies. Isto é, só há uma *filogenia* porque há espécies ancestrais conectando outras espécies. Nesse sentido, falar em ancestralidade de espécies e falar em filogenia é a mesma coisa. Mas antes de tratarmos do processo de construção de cladogramas, no entanto, convém entender melhor alguns conceitos e sutilezas nessa área. Até 1950, havia um conceito genérico de ÁRVORES FILOGENÉTICAS: *são diagramas ramificados que expressam o modo pelo qual os táxons colocados nas pontas relacionam-se em termos de ancestralidade* (Fig. 6.3). As árvores filogenéticas em trabalhos publicados nesse período não eram acompanhadas de quaisquer esclarecimentos sobre os critérios utilizados para inferir aquela filogenia; de fato, eles sequer estavam claros para os autores. Essas árvores filogenéticas, na verdade, eram construídas apenas intuitivamente, com uma consideração genérica da semelhança entre os táxons.

A Figura 6.4 apresenta algumas "árvores

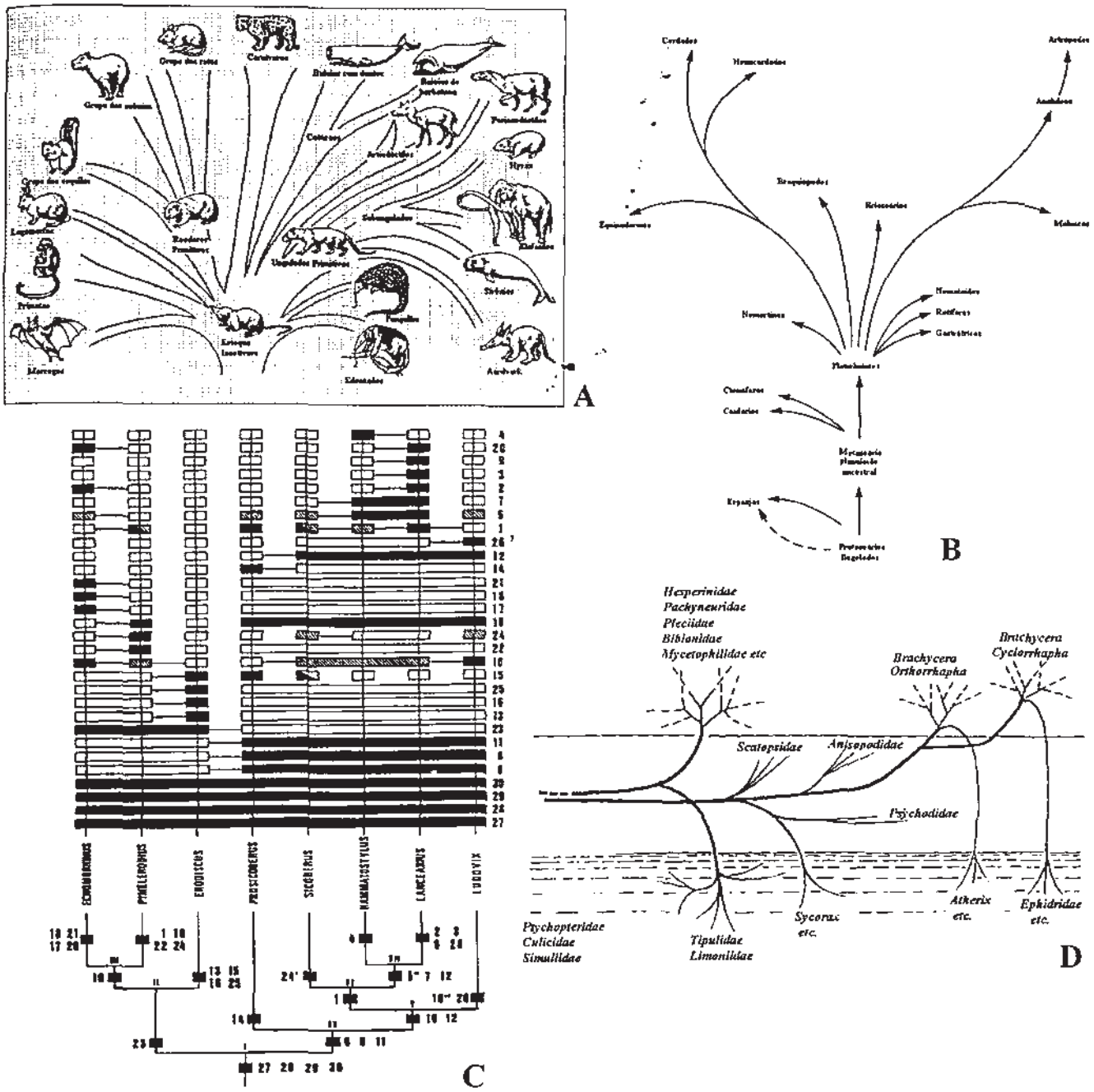


Figura 6.4. Diferentes "árvores filogenéticas" propostas na literatura que procuram expressar relações de parentesco entre espécies ou grupos de espécies. A. Filogenia para os grandes grupos de Eutheria (Mammalia) (modificado de Romer, A.S. & T.S. Parsons, 1977, *The Vertebrate Body*. Saunders College, Philadelphia). B. Filogenia dos grandes grupos de Metazoa (modificado de Barnes, R.D., 1984. *Zoologia dos Invertebrados*. Livraria Roca, São Paulo). C. Filogenia dos Erodiscini (de Vanin, S.A., 1986. *Revista Brasileira de Entomologia 30*(3/4):427-670). D. Filogenia dos Diptera (modificado de Krivosheina, N.P., 1969. [*Ontogênese e Evolução dos Diptera*. Editora Ciência, Moscou].

filogenéticas" pré-hennigianas e um cladograma. Há diversos elementos nas árvores filogenéticas tradicionais cujos critérios de uso são pouco claros: níveis em que é difícil saber se o autor está indicando ou não uma politomia, a existência de ramos principais e ramos secundários, a distância entre pares de eventos de ramificação, a espessura dos ramos, táxons supra-específicos lançados como ancestrais, espécies recentes lançadas como ancestrais etc. Esteticamente, muitas dessa árvores são muito bonitas. Tecnicamente, são imprecisas. Para o leitor que tentar decodificar a informação contida nos diagramas, isso pode trazer bastante confusão. Na verdade, essas imprecisões na representação das filogenias refletem diretamente a imprecisão de critérios de reconstrução, além da confusão de conceitos da época.

Após o advento da Sistemática Filogenética, termos antigos foram redefinidos e novos termos foram introduzidos. Hoje, denomina-se um DENDROGRAMA, qualquer *diagrama ramificado que conecta espécies*. É necessário estar atento, pois, em muito trabalhos, sob o

termo geral "filogenia", abrigam-se conceitos próximos, mas não idênticos. Como em toda a ciência, há abusos lingüísticos e contradições no uso de termos entre diferentes autores e entre trechos do mesmo autor. A FILOGENIA é algo que existe, um "objeto" –ainda que transtemporal, como vimos– existente na natureza, que corresponde às relações entre espécies de um grupo. Secundariamente, o nome filogenia ou diagrama filogenético aplica-se à sua representação. Nesse sentido, ela é um *dendrograma –isto é, um diagrama ramificado– cujos elementos (terminais e intermediários) são espécies e cujas conexões indicam maior proximidade genealógica, isto é, ancestralidade comum exclusiva*. Em alguns casos, as espécies terminais em uma filogenia serão apenas espécies atuais, mas em outros elas representam a espécie ancestral de grupos supra-específicos, como gêneros, famílias etc. Note que uma filogenia conectando duas ou mais espécies ou grupos monofiléticos supra-específicos é uma *hipótese* (nesse caso, expressa graficamente) de que eles têm uma maior relação histórica entre si do que qualquer um deles tem com qualquer outra táxon externo. Ou, de outro modo, corresponde à expressão gráfica de uma hipótese de que esses táxons têm uma história comum *exclusiva*, que não é comum a qualquer outro táxon que não faz parte do diagrama –formam um grupo monofilético.

As relações genealógicas podem ser de dois tipos distintos: (1) *relações de ancestralidade comum* e (2) *relações ancestral-descendente*. As relações entre *espécies recentes* são sempre relações de ancestralidade comum. As relações ancestral-descendente são entre *espécies recentes ou extintas e espécies ancestrais* ou entre *grupos monofiléticos supra-específicos recentes ou extintos e espécies ancestrais*.

Com o desenvolvimento da Sistemática Filogenética, o termo *filogenia* continuou a ser utilizado para designar de modo genérico qualquer diagrama ramificado que reflita relações filogenéticas entre espécies e/ou entre grupos monofiléticos supra-específicos. Contudo, deve-se distinguir entre *árvore filogenética* e *cladograma*. CLADOGRAMA é um *dendrograma que expressa relações filogenéticas (ou genealógicas) apenas entre táxons terminais (espécies ou grupos supra-específicos), evidenciadas por sinapomorfias*. Nos cladogramas, as *conexões* entre as espécies indicam apenas que há uma história comum e não uma espécie ancestral, propriamente dita. Já uma ÁRVORE FILOGENÉTICA (no sentido da Sistemática Filogenética) é um *dendrograma que expressa relações filogenéticas tanto entre táxons terminais, quanto entre espécies ancestrais e espécies descendentes*. É evidente, desse modo, que as árvores filogenéticas contêm mais afirmações que os cladogramas e correspondem a hipóteses mais complexas. Finalmente, uma terceira expressão é CENÁRIO EVOLUTIVO, que se refere a construções mais complexas que árvores filogenéticas, *contendo informações sobre idade absoluta dos táxons, distribuição geográfica das espécies ancestrais, grau de diferenciação entre os ramos etc., isto é, informações outras além daquelas sobre ancestralidade comum e ancestral-descendente*.

Analisemos com um pouco mais de detalhe as diferenças entre cladogramas e árvores filogenéticas. Um cladograma sempre reúne espécies ou táxons supra-específicos em grupos monofiléticos. Assim, pode-se denominar *táxons terminais* (ou TERMOS; ver Nelson & Platnick, 1981) *os táxons em uma filogenia que são conectados a outros, mas que, naquele diagrama, não são subdivididos*. Esses táxons monofiléticos podem ser:

(1) espécies recentes;
(2) grupos monofiléticos supra-específicos que sejam conhecidas apenas de espécies recentes;
(3) grupos monofiléticos supra-específicos que sejam conhecidos de espécies recentes e fósseis;
(4) espécies extintas;
(5) grupos monofiléticos supra-específicos contendo apenas espécies extintas (grupos completamente extintos).

Quando os táxons terminais de um cladograma são exclusivamente recentes ou são grupos monofiléticos supra-específicos que incluem tanto espécies extintas quanto espécies recentes, as relações entre esses táxons terminais serão sempre relações de *ancestralidade comum*. Um táxon terminal de um cladograma que for uma espécie extinta (conhecida apenas de fósseis), no entanto, eventualmente pode corresponder a um conjunto de indivíduos que fez parte de uma espécie que foi ancestral de um grupo monofilético supra-específico do próprio cladograma. No entanto, essa possibilidade fica completamente excluída se essa espécie apresentar qualquer característica autapomórfica: todos os caracteres apomórficos surgidos em uma espécie ancestral em princípio são herdados por todas suas espécies descendentes. Logo, a existência de características derivadas em qualquer espécie fóssil que não estejam presentes em outras espécies demonstra que ela *não* é ancestral.

Por outro lado, se não encontramos no fóssil qualquer característica apomórfica exclusiva, é possível que:

(1) essas características existam, de fato, mas não foram conservadas nos exemplares fósseis ou foram conservadas mas ainda não pudemos encontrá-las –logo, essa *não* seria uma espécie ancestral, ainda que não possamos demonstrar esse fato; ou

(2) essas características, de fato, *não* existem porque essa espécie é mesmo ancestral de um táxon supra-específico conhecido.

Assim, para qualquer espécie extinta que não apresenta autapomorfias em um cladograma, não é possível saber se ela é ou não ancestral. Cabe lembrar que os fósseis são fontes deficientes de informação e que apenas uma fração das características da espécie é preservada nos fósseis. Metodologicamente, não há nenhum meio de mostrar positivamente que uma espécie fóssil é ancestral.

Nesse contexto, há outros conceitos importantes que devem ser precisados. Primeiramente, a parte da evolução biológica que envolve o surgimento de mutações ocorre apenas no nível de população. Segundo, uma espécie recente não pode ser ancestral de outra espécie recente[1]. Igualmente,

um grupo monofilético ou merofilético supra-específico não pode ser ancestral de outra espécie ou de outro grupo monofilético supra-específico, pois espécies (e grupos monofiléticos) se originam apenas por fragmentação de espécies (em casos excepcionais, por fusão de espécies). Embora pareçam óbvios, esses pontos envolvem inúmeras imprecisões e equívocos na literatura causados por desconsideração ou falta de conhecimento dessas questões básicas.

Assim, por exemplo, não se pode considerar que "Reptilia" seja ancestral de Mammalia pelo simples motivo que "Reptilia" não é uma espécie. O que ocorre é que "Reptilia" é um táxon merofilético que inclui a espécie ancestral de Amniota, bem como a espécie irmã da ancestral de Mammalia. Logo, dentro de uma árvore filogenética tradicional, em que "Reptilia" é aceito como táxon válido, o ramo dos mamíferos surge *de dentro* dos "Reptilia". Os Reptilia como táxon, no entanto, certamente não são ancestrais de Mammalia! Do mesmo modo, ainda que Onychophora apresente vários caracteres plesiomórficos em relação a sinapomorfias de Panarthropoda, Onychophora não é o ancestral de Panarthropoda, mas seu grupo-irmão. Os Monotremata (os ornitorrincos) não são ancestrais do restante de Mammalia, mas o grupo-irmão dos demais mamíferos. Os procariotos como um todo não são ancestrais dos eucariotos. Apenas as espécies –e nunca táxons supra-específicos– sofrem cladogênese.

Isto posto, resulta que os *cladogramas que incluem como táxons terminais apenas grupos e espécies recentes* são topologicamente idênticos às suas árvores filogenéticas correspondentes. A única diferença é que, na árvore filogenética, existem espécies ancestrais que não estão representadas ou denominadas no cladograma (Figs. 6.5A-B).

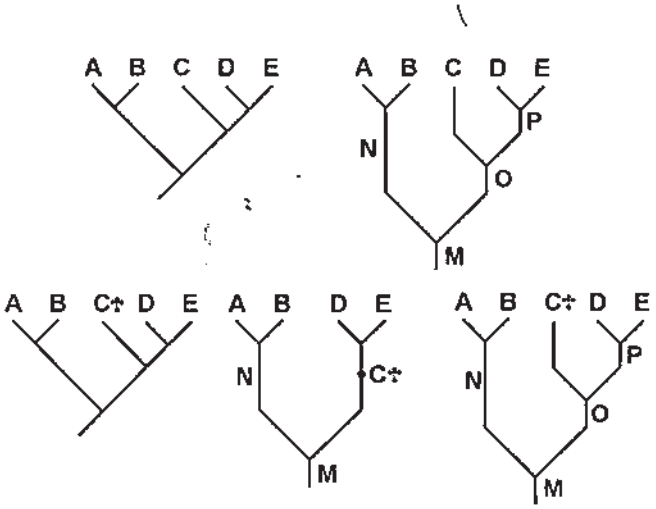


Figura 6.5. Diferenças entre cladogramas e árvores filogenéticas. A. Cladograma incluindo cinco táxons terminais recentes A-E, em que todos os termos são recentes. B. Árvore filogenética correspondente ao cladograma da figura A. C. Cladograma incluindo quatro espécies recentes (A, B, D, E) e uma espécie fóssil (C). D. Uma das árvores filogenéticas possíveis correspondentes ao cladograma da C, em que o fóssil é, de fato, tomado como ancestral do grupo {D, E}. E. Árvore filogenética correspondente ao cladograma da figura C, quando o táxon fóssil C apresenta autapomorfias e não pode ser tomado como ancestral de {D, E}.

Os *cladogramas que incluem espécies recentes e espécies extintas para as quais haja autapomorfias*, também são topologicamente idênticos às suas árvores filogenéticas correspondentes. Contudo, uma espécie extinta sem autapomorfias conhecidas (Fig. 6.5C) em princípio poderia ser, alternativamente, uma espécie ancestral (Figs. 6.5D) ou uma espécie que não é ancestral de nenhum grupo recente e cujas autapomorfias não foram descobertas –mas que, de fato, existem (Fig. 6.5E).

Há algumas décadas, a maioria dos filogeneticistas – entre eles o próprio Willi Hennig– não acreditava que fosse possível reunir dados que permitissem concluir satisfatoriamente que uma espécie extinta fosse, de fato, ancestral. Atualmente, ao menos alguns autores admitem que, de posse de uma reconstrução filogenética, dados acumulados sobre fósseis em estratos geológicos e uma reconstrução biogeográfica dos grupos envolvidos, talvez fosse possível apresentar uma hipótese consistente indicando que uma determinada espécie extinta seja ancestral de um grupo monofilético conhecido. Ainda que se admitam hipóteses desse tipo (que seriam refutadas com a primeira autapomorfia encontrada na espécie extinta), é evidente que são necessários dados muito acurados para a elaboração desse tipo construção. Por outro lado, é interessante notar que o acúmulo de informação bastante detalhada de fósseis em âmbar do Cretáceo e do Terciário pode mudar um pouco esse quadro. Várias peças em âmbar permitem verificar não apenas detalhes de morfologia (e, portanto, posicionar essas espécies com mais segurança em filogenias com grupos recentes), como também dados indiretos de comportamento e de biologia (itens alimentares, parasitas, comensais, transporte

[1] Em alguns setores da literatura, é possível encontrar grande resistência a essa idéia. Diz-se que, de uma espécie com ampla distribuição, podem sair alguns indivíduos (ou apenas uma fêmea grávida), que formam uma nova espécie, e continuar "a mesma". É evidente que um evento de dispersão ou um evento de vicariância pode fracionar uma população em duas partes extremamente desproporcionais. A população menor terá grande chance de se diferenciar rapidamente em relação à população-mãe apenas por processos de amostragem (efeito do fundador e deriva genética) e a população maior terá grandes chances de ser quantitativa e qualitativamente semelhante em relação à população-mãe. Poder-se-á, por mera conveniência e malgrado os inúmeros problemas graves que isso representaria para a estrutura lógica do sistema nomenclatural, utilizar um mesmo *nome* de espécie para a população-mãe (ancestral) e para uma das populações descendentes, a maior. Contudo, é uma questão diversa dessa a afirmação de *identidade* estrita entre esses dois sistemas biológicos separados no tempo por um evento de cladogênese; ou seja, que a população resultante de um processo de divisão fosse *a mesma* que a população que originou as duas populações. O problema, na verdade, é a confusão entre o sistema biológico (neste caso, a população-mãe e as populações descendentes) e os nomes a serem dados a uma classe (a população-mãe + uma das populações descendentes). A idéia inegável é que populações ou espécies recentes (que são sistemas, e não os nomes dados a elas) *não podem* ser ancestrais de outras populações ou espécies recentes. Em relação aos nomes, é expressamente recomendável o uso de nomes diferentes para espécies ancestrais e espécies descendentes para que a própria nomenclatura biológica possa ser uma ferramenta para indicar ao leitor que houve um processo de cladogênese na história do grupo, ainda que haja semelhança quantitativa entre a ancestral e uma de suas descendentes. Com a anagênese, ao longo do tempo essa semelhança tende a desaparecer. O uso do mesmo nome para uma espécies ancestral e uma das descendentes omite e obscurece no sistema de nomenclatura o reconhecimento dos eventos de cladogênese em sua história.

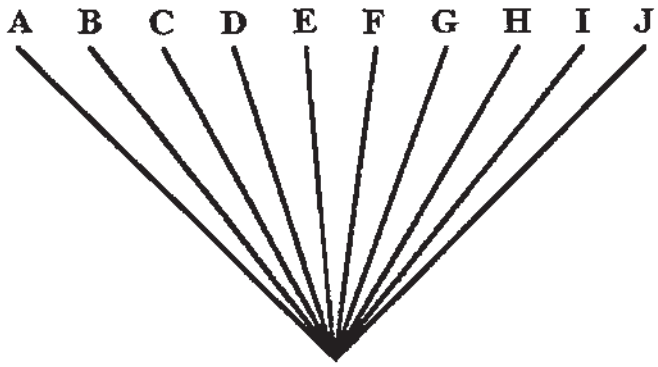


Figura 6.6. Cladograma representando a ausência de conhecimento filogenética para um grupo com dez táxons terminais (espécies ou grupos supra-específicos). Todo início de trabalho filogenético, em um grupo cujas relações de parentesco não foram formalmente estudadas antes, parte de uma politomia.

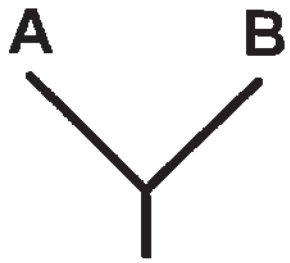


Figura 6.7. Único clado-grama possível para um grupo monofilético que inclua apenas dois táxons subordinados.

de larvas em formigas, etc.). Isso confere uma segurança muito maior em seu posicionamento filogenético.

POLITOMIAS E CLADOGRAMAS POSSÍVEIS

A primeira etapa para reconstruir a filogenia de um grupo, como foi visto acima, é delimitar um grupo monofilético e determinar quais serão os táxons terminais, ou seja, quais são os níveis de generalidade abarcados pelo projeto. Se não houve nenhum estudo filogenético prévio para esse grupo, esse estágio inicial, de desconhecimento completo das relações de parentesco no grupo, é representado como um conjunto de táxons terminais conectados em uma *politomia* (Fig. 6.6). Essa POLITOMIA representa a *ausência de conhecimento atual sobre as relações de parentesco entre os táxons terminais*. Ainda que estudos de sistemática anteriores na literatura não tenham usado um método filogenético, resultando em cladogramas verdadeiros, muitos deles podem ser úteis para que se tenha uma primeira abordagem sobre o grupo, indicando que táxons talvez possam ser colocados mais próximos entre si na matriz e fornecendo caracteres retirados de chaves e diagnoses. Essa reunião dos táxons terminais em grupos maiores nas classificações tradicionais, no entanto, precisa ser submetida a testes quanto à sua monofilia, o que será feito formalmente com a análise filogenética. Desse modo, os táxons terminais devem ser inicialmente agrupados em um cladograma com uma politomia. Note ainda que, exceto se houver um estudo determinando a monofilia de cada táxon terminal, a aceitação dos próprios terminais como monofiléticos demanda verificação posterior.

Se o grupo interno contém apenas dois táxons terminais, *existe apenas uma filogenia possível para esse grupo*, qual seja, aquela em que eles formam um par de grupos-irmãos (Fig. 6.7). No caso dos táxons da Figura 6.7, restaria pendente a confirmação: (1) em um estudo mais abrangente, de que o grupo {A, B} é monofilético; e (2) em um estudo mais restrito, de que o conjunto dos elementos incluídos em cada um dos táxons terminais –{A} e {B}– forma uma unidade monofilética.

Para um grupo maior a ser estudado com três táxons terminais (Fig. 6.8A), só existem três soluções possíveis para essa politomia com uma resolução completa dos táxons em uma hierarquia (caso se admita uma especiação politômica, a própria politomia seria uma das soluções). Ou seja, se há um grupo monofilético maior incluindo apenas os táxons A, B e C, é possível que, dentro desse grupo maior, A e B formem um grupo monofilético (Fig. 6.8B) *ou* que B e C formem um grupo monofilético (Fig. 6.8C) *ou* que A e C formem

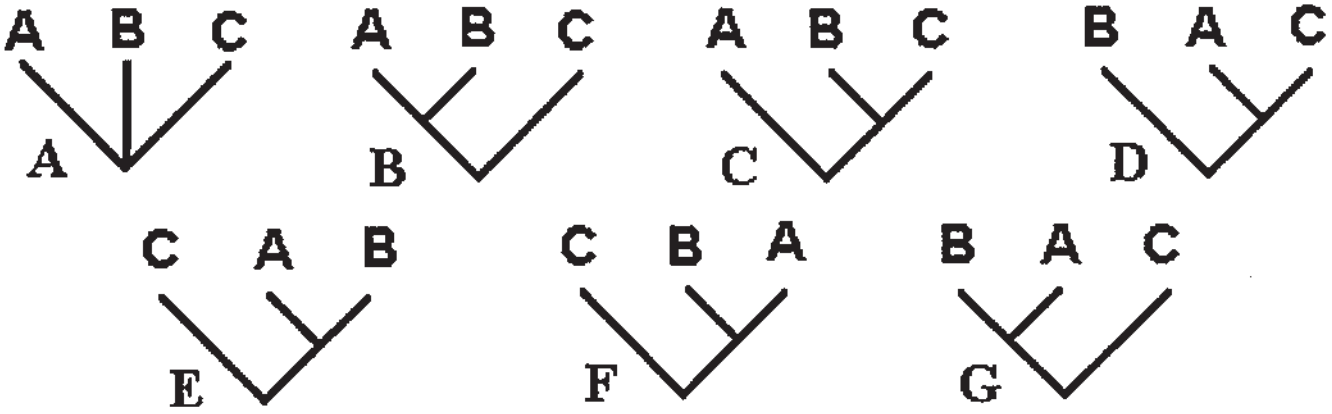


Figura 6.8. Soluções possíveis para cladogramas com três táxons terminais. A. Tricotomia inicial, indicando a ausência de conhecimento das relações de proximidade filogenética entre os três táxons terminais. B-D. As três únicas soluções possíveis para a tricotomia, quando se exclui a possibilidade de eventos partição simultânea de uma espécie ancestral em três descendentes. E-G. Variações gráficas de um cladograma com a mesma informação filogenética que à da figura B, em que A e B tem um ancestral comum que não é ancestral de C.

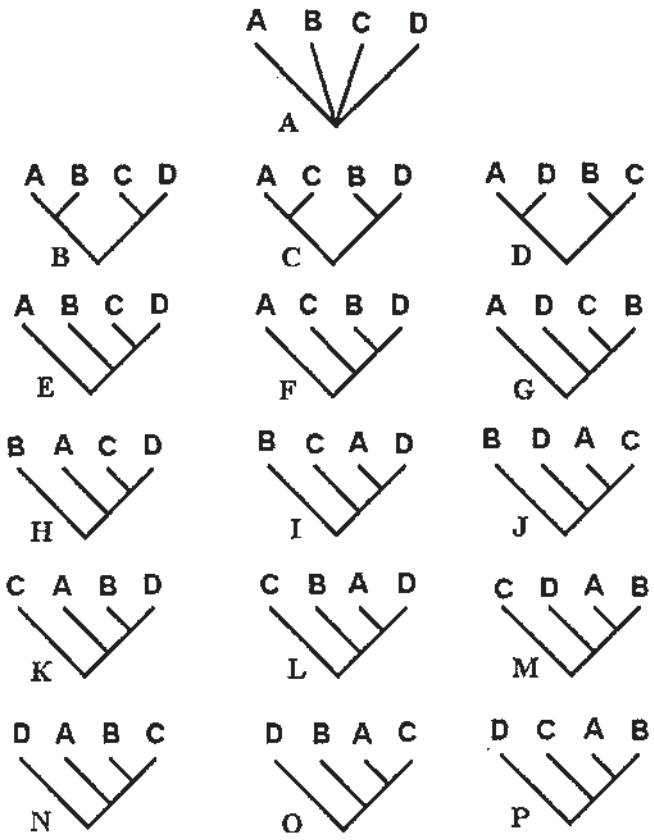


Figura 6.9. Soluções para cladogramas com quatro táxons terminais. A. Politomia inicial. B-P. As quinze soluções possíveis, sem a inclusão de eventos de especiação múltipla.

um grupo monofilético (Fig. 6.8D). Note que as Figuras 6.8B e 6.8E-G são o mesmo cladograma (isto é, contêm *exatamente* a mesma informação), a despeito da posição dos táxons terminais estar alterada: todos esses cladogramas informam que A e B têm uma história comum exclusiva dos dois. Assim, é indiferente se a seqüência em que os táxons são apresentados é (C + (A + B)) ou (C + (B + A)) ou ((A + B) + C) ou ((B + A) + C). Em um cladograma dos gêneros de mamíferos, por exemplo, é indiferente colocar *Homo* no alto, como o último ramo à esquerda, ou o primeiro ramo à direita, junto com os demais Theria, e os ornitorrincos no alto à esquerda.

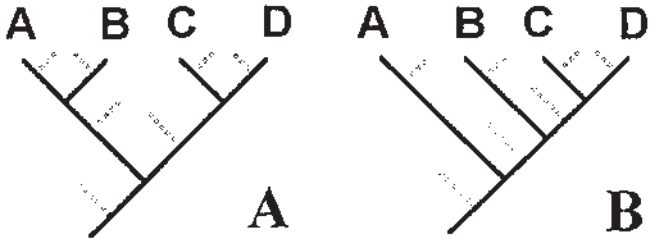


Figura 6.10. As posições em que um quinto táxon terminal pode ser incluído nas duas topologias possíveis de um cladograma com quatro táxons terminais. Em qualquer uma delas, há sete posições em que o quinto táxon poderá ser posicionado, excluídos os casos de especiação politômica.

Para um grupo a ser estudado com quatro táxons terminais (Figura 6.9A), há quinze cladogramas dicotômicos diferentes possíveis com solução completa para a politomia (Figura 6.9B-P). Obviamente, apenas um entre os cladogramas *possíveis* corresponde à filogenia verdadeira do grupo. O número de cladogramas possíveis aumenta rapidamente à medida que aumenta o número de táxons terminais. Para cinco táxons terminais, há 105 cladogramas dicotômicos possíveis. Chega-se a esse número por que há sete posições diferentes em que um novo táxon pode encaixar-se em cada um dos 15 cladogramas possíveis em um cladograma com quatro táxons (Figura 6.10A-B). Se forem seis os táxons terminais, há 945 cladogramas dicotômicos possíveis; se forem sete, há 10.395 cladogramas dicotômicos possíveis. A progressão do número de cladogramas possíveis para grupos com 1 a 22 táxons terminais sem politomias é fornecida abaixo, retirada de Felsenstein (1978).

Nº de táxons terminais	Nº de cladogramas dicotômicos
1	1
2	1
3	3
4	15
5	105
6	945
7	10 395
8	135 135
9	2 027 025
10	34 459 425
11	654 729 075
12	13 749 310 575
13	316 234 143 225
14	1 905 853 580 625
15	213 458 046 676 875
16	6 190 283 353 629 375
17	191 898 783 962 850 625
18	6 332 659 870 762 850 625
19	221 643 095 476 699 771 875
20	8 200 794 532 637 891 559 375
21	319 830 986 772 877 770 815 625
22	13 113 070 457 687 988 603 440 625

Para 100 táxons, o número de cladogramas dicotômicos possíveis é da ordem de 10^{191} (o que é igual a 1 octilhão à sétima potência). Vale a pena realçar, novamente, que há uma única filogenia real e que, das filogenias possíveis, neste caso, 10^{191} menos uma são representações equivocadas da filogenia do grupo. Observe-se que há inúmeros gêneros de Diptera com mais de 100 espécies. A família Tipulidae (Diptera) sozinha tem cerca de 15.000 espécies conhecidas. Imagine o número de cladogramas possíveis para as relações entre todos os seres vivos...

Qual é o significado desses números? Há duas conclusões básicas a serem tiradas desse raciocínio. A primeira é que as dimensões, incluindo as probabilísticas, envolvidas na questão da diversidade biológica são absolutamente astronômicas e a tarefa do sistemata certamente é hercúlea. A segunda é que cada sinapomorfia inferida com alguma segurança, indicando um grupo supostamente monofilético dentro de um grupo maior, representa uma luz imensa sobre o conhecimento da evolução

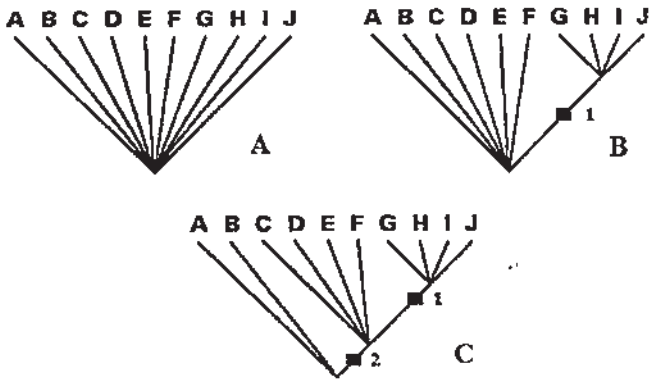


Figura 6.11. Três passos na solução de um cladograma com 10 táxons terminais. A. Politomia inicial. B. Reunião de quatro dos táxons terminais em um grupo monofilético, restando uma politomia basal, com sete ramos, e uma tetratomia. C. Solução parcial da politomia de sete táxons, restando uma politomia basal com três ramos, uma politomia intermediária com cinco ramos e uma politomia terminal com quatro ramos.

da diversidade. Vejamos isso em mais detalhe.

A Figura 6.11A apresenta uma politomia com dez táxons terminais. Há mais de 34 milhões de cladogramas possíveis para essa politomia. A descoberta de um ou mais caracteres que reunam quatro desses dez grupos terminais em um pequeno grupo monofilético transforma a politomia inicial no cladograma da Figura 6.11B. Esse segundo cladograma contém uma politomia com sete ramos, sendo seis táxons terminais e uma tetratomia –{A, B, C, D, E, F, {G, H, I, J}}. A primeira politomia isoladamente tem 10.395 soluções e a segunda, 15. A conjugação das possibilidades de solução de ambas as politomias gera 155.925 possibilidades. Assim, *o aparecimento de uma única hipótese de monofilia eliminou* 34.273.500 *das* 34.429.425 *possibilidades iniciais* (ou seja, 99,54%). Todas essas falsas hipóteses de parentesco interferiam em nossa compreensão sobre a evolução da diversidade do grupo. O aparecimento de uma segunda hipótese de monofilia, transformando o cladograma da Figura 6.11B no da Figura 6.11C, exclui mais 122.850 cladogramas. Isso reduz o problema inicial para 33.075 cladogramas (0,096% do total das hipóteses iniciais). Mais algumas sinapomorfias e esse caso fica restrito a um ou poucos cladogramas.

Esse pequeno exemplo demonstra o quanto nosso conhecimento sobre a ordem subjacente à diversidade biológica fica esclarecido quando somos capazes de discernir, dentre as similaridades de um conjunto de táxons, quais são simplesiomórficas, quais são homoplásticas e quais são sinapomórficas. Quatrilhões e quatrilhões e quatrilhões de falsas suposições de relações de parentesco entre espécies ou grupos de espécies desaparecem cada vez que formulamos uma hipótese de monofilia, permitindo um aumento do nosso conhecimento sobre ordem na diversidade biológica. Por sua vez, esse conhecimento ajuda a compreensão da filogenia em níveis menores e a compreensão de problemas de homologia primária e de evolução dos próprios caracteres do grupo.

AFIRMAÇÕES IMPLÍCITAS EM CLADOGRAMAS

Vejamos agora algumas noções mais detalhadas sobre o conteúdo informativo dos cladogramas. Cladogramas contêm afirmações –hipóteses (veja Capítulo 12)– sobre a história filogenética de um determinado grupo. Deve haver uma correspondência, como em qualquer teoria, entre a filogenia proposta e a realidade histórica. Essa correspondência pode ou não existir. Ou seja, a filogenia pode ser verdadeira ou falsa. No caso de cladogramas, a falta de correspondência com a realidade significa que a história da evolução do grupo não foi corretamente recuperada. A afirmação de que um cladograma é incorreto como representação da filogenia, porém, só pode ser feita a partir de uma reinterpretação dos dados disponíveis e/ou pela expansão da base de dados sobre o grupo, forçando uma revisão das conclusões obtidas com os caracteres anteriores. Nesses casos, chega-se a uma história alternativa para o grupo.

É necessário compreender, no entanto, que os cladogramas não são hipóteses únicas, completamente verdadeiras ou completamente falsas. Normalmente, os cladogramas correspondem a *conjuntos* de suposições. A hipótese de monofilia de cada subgrupo em um cladograma pode ou não ser correta e a alteração de uma hipótese não invalida necessariamente as demais.

Há pelo menos quatro tipos básicos de inferências na construção de cladogramas que podem ser verificadas e, eventualmente, consideradas incorretas:

(1) afirmações sobre a homologia primária dos caracteres;
(2) afirmações sobre a polaridade dos caracteres;
(3) afirmações sobre homologias secundárias (isto é, se as apomorfias compartilhadas são sinapomorfias ou homoplasias e se as plesiomorfias compartilhadas são simplesiomorfias ou reversões); e
(4) afirmações sobre a monofilia dos táxons.

. Considere o cladograma da Figura 6.12A. Nele, há 11 afirmações sobre a evolução de caracteres. Como há um único caráter por grupo monofilético, a alteração de uma hipótese de polaridade certamente implica na alteração de hipóteses sobre os grupos monofiléticos propostos. Se o reexame dos caracteres mostrar que a polaridade do caráter 5 está invertida, sua condição apomórfica passaria a ser compartilhada por A e B, reforçando a hipótese de monofilia do grupo {A, B}, junto com o caráter 2. No entanto, com essa mudança, a reunião em um grupo monofilético do grupo C ao grupo {D, E, F} não mais teria sustentação. À luz dos caracteres disponíveis, a posição de C em relação aos grupos monofiléticos {A, B} e {D, E, F} ficaria indefinida (Figura 6.12B).

São possíveis outros tipos de alteração do cladograma inicial. Uma delas é a simples descoberta de novas espécies ou táxons supra-específicos. Se os táxons terminais da Figura 6.11A corresponderem a grupos supra-específicos, cada um deles obviamente inclui um rol de espécies conhecidas. A descoberta de uma nova espécie no grupo {D}, por exemplo, leva a uma alteração na sistemática do grupo –uma pequena

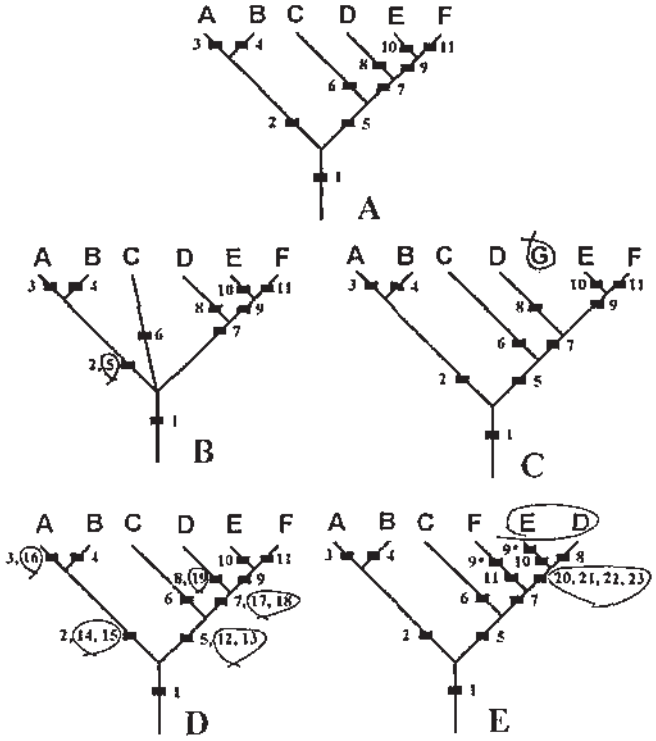


Figura 6.12. Alterações em um cladograma à luz de reinterpretações dos dados existentes ou pela descoberta de novos dados. A. Cladograma inicial completamente resolvido de um grupo com seis táxons terminais e 11 caracteres, sendo que há apenas um caráter para cada nível. B. Cladograma resultante da reinterpretação da polaridade do caráter 5, que passa a ser sinapomórfico para {A, B}; o táxon terminal C passa a estar em uma tricotomia basal. C. Cladograma resultante da adição de um ramo terminal que não possui as autapomorfias de nenhum dos ramos terminais pré-existentes, mas que compartilha sinapomorfias que o colocam dentro do grupo monofilético anteriormente composto apenas por {D, E, F}. D. Mudança (por adição) no número de caracteres em diversos níveis, corroborando a topologia anterior. E. Mudança na topologia pela descoberta de vários caracteres sinapomórficos reunindo dois táxons terminais que anteriormente estavam separados, no caso D e E; isto implica na reinterpretação do caráter 9, que era compreendido como uma sinapomorfia e que passa a ser considerado uma homoplasia.

expansão do conhecimento sobre a diversidade em número de espécies em um dos táxons terminais–, mas que não modifica a topologia do cladograma.

A descoberta de uma nova espécie ou táxon supra-específico que não se enquadra estritamente em nenhum dos táxons terminais do cladograma, por outro lado, corresponde a uma alteração significativa nesse nível da análise do grupo. Se encontrássemos uma nova espécie "G", apomórfica para os caracteres 1, 5 e 7 e plesiomórfica para os caracteres 2, 3, 4, 6, 8, 9, 10 e 11, o cladograma deveria ser reestruturado para incluir um novo ramo terminal. Apenas com esses dados, o táxon G seria incluído em uma tricotomia com {D} e {E, F} (Fig. 6.12C).

A descoberta de novos caracteres, ainda que congruentes com as hipóteses de monofilia propostas anteriormente, também é uma expansão do conhecimento – em certo sentido, uma superação do conhecimento anterior. Novos caracteres podem ou não apresentar conflito com o cladograma anterior. Como em qualquer situação em que há caracteres incongruentes, é necessário aplicar algum procedimento de parcimônia para decidir quais, dentre os caracteres em conflito, representam homoplasias e quais representam sinapomorfias. É possível que a adição de novos caracteres não altere a topologia anterior, apenas corroborando os grupos monofiléticos existentes (caracteres 12-19, Fig. 6.12D). No entanto, é possível que os novos caracteres gerem alterações em uma ou mais das propostas de grupos monofiléticos (caracteres 20-23, Figura 6.12E).

Um outro tipo de equívoco relativamente comum em análises refere-se à generalidade proposta para um ou mais caracteres. Isto dá-se, normalmente, por retificação de informação na matriz de caracteres. Se a condição atribuída a um caráter para um determinado táxon era plesiomórfica, por exemplo, e for retificada para apomórfica, será necessário retificar também a evolução proposta para o caráter. Em uma situação mais simples, o caráter passa a ser considerado sinapomórfico para um grupo de maior generalidade. No cladograma da Figura 6.13A, o caráter 23 é sinapomórfico para F-G. A retificação da condição plesiomórfica desse caráter para apomórfica em D e E faria com que o caráter 23 fosse considerado não como uma sinapomorfia de {F, G}, mas de {D, E, F, G} (Fig. 6.13B). Se o táxon para o qual a retificação for feita não formar um grupo monofilético com aquele para o qual o caráter era tido, anteriormente, como sinapomórfico, aparecerá uma homoplasia no cladograma. A retificação do estado do caráter 23 no táxon C, da Figura 6.13A, de plesiomórfico para apomórfico gera uma situação

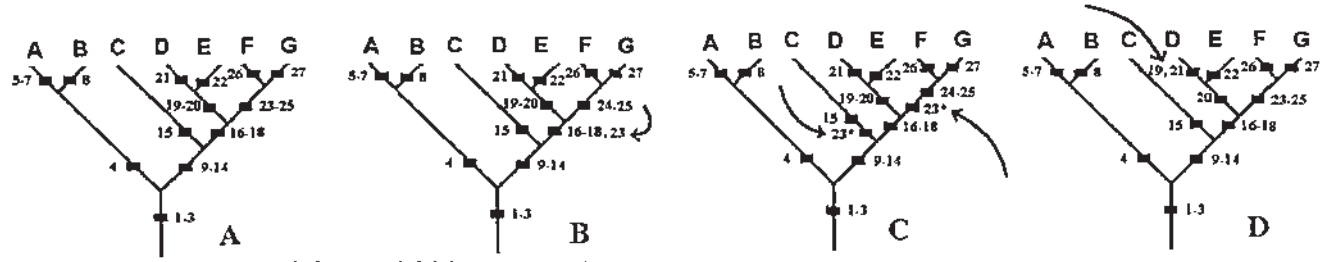


Figura 6.13. Alteração de um cladograma inicial com a correção de informação na matriz de caracteres sem alteração das relações filogenéticas propostas entre os táxons terminais. A. Cladograma inicial, completamente resolvido, com sete táxons terminais e 27 caracteres. B. Aumento da distributividade do caráter 23, em relação ao cladograma A, que deixa de ser considerado sinapomórfico para o grupo {F, G}, para ser sinapomórfico para {D, E, F, G}. C. Aumento da distributividade do caráter 23, em relação ao cladograma da Figura A, que passa a ser apomórfico também para o táxon C; o caráter poderia corresponder à ocorrência de uma homoplasia entre C e {F, G} (outra possibilidade seria a origem na base de {C, D, E, F, G}, com reversão na base de {D, E}). D. Restrição da distributividade do caráter 19, que era considerado sinapomórfico para {D, E} e passa a ser considerado autapomórfico para D.

de homoplasia entre {C} e {F, G}, uma vez que C não forma um grupo monofilético com {F, G} e D e E são plesiomórficos para esse caráter (Figura 6.13C). Uma outra interpretação seria de surgimento na base de {C, D, E, F, G}, com reversão na base de {D, E}. Se um único caráter sustentar a hipótese de monofilia de um grupo e tiver sua generalidade alterada, a hipótese de monofilia desaparecerá, fazendo com que o cladograma inclua, nesse nível, apenas uma politomia (como ocorreu entre as Figs. 6.12A e B).

É possível, inversamente, que a condição de um caráter atribuída como apomórfica para um grupo seja retificada para plesiomórfica, após uma revisão dos dados. Isso faria com que o caráter fosse considerado sinapomórfico para um grupo monofilético em um nível menor de generalidade. O caráter 19, por exemplo, na Figura 6.13A é sinapomórfico para {D, E}. Se a condição do caráter 19 em E for retificada para plesiomórfica, o caráter passará a ser uma autapomorfia de D (Fig. 6.13D).

Assim, *cladogramas são inferências (ou hipóteses) permanentemente sujeitas a transformação*, à medida que nosso conhecimento sobre a diversidade biológica de táxons aumenta. Essa transformação pode ser de simples adição de dados –novas espécies ou novos caracteres–, mantendo-se a topologia anteriormente admitida para as relações de parentesco. Ou pode ser de conflito com conclusões prévias –de polaridade de caracteres, de distributividade de caracteres, origem única de condições apomórficas e/ou de monofilia de grupos–, que resultem ou não em modificação da topologia aceita anteriormente.

Os cladogramas contêm, portanto, uma grande quantidade de informação implícita. No cladograma da Figura 6.14, por exemplo, há propostas de grupos monofiléticos em vários níveis, apoiadas em suposições sobre sinapomorfias. Um leitor que se depare com tal figura poderá extrair uma lista extensa de afirmações (Quadro 6.1).

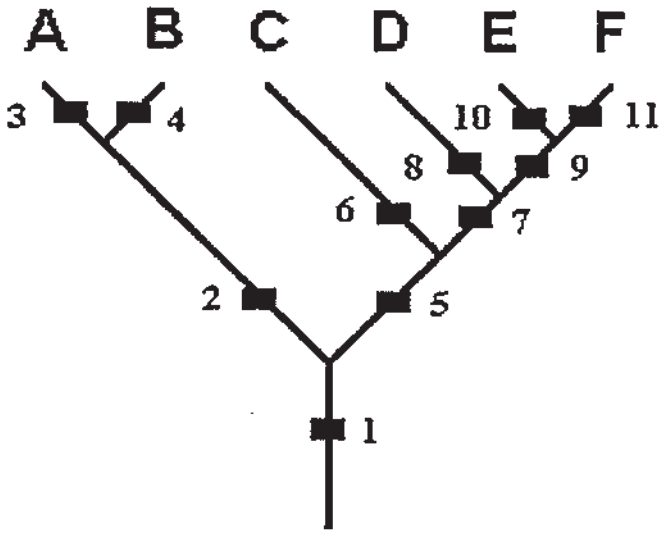


Figura 6.14. Cladograma com seis táxons terminais e onze caracteres. Um cladograma contém um grande número de hipóteses (suposições) sobre a história de grupos e caracteres, que permitem um poder de retrovisão em relação à distributividade dos caracteres conhecidos ou de qualquer outro caráter, excetuando-se os casos de homoplasia e reversão.

O fato de existir uma única filogenia faz com que todos os caracteres surjam no contexto dessa história genealógica. Apenas alguns caracteres podem ser suficientes para gerar uma cladograma confiável para um grupo, mas o cladograma gerado é uma hipótese que deve servir para *todos* os caracteres. É grande o *poder de previsão* de um bom cladograma (na verdade, de *retrovisão*, uma vez que se trata de determinar indiretamente fatos já ocorridos na evolução dos grupos e não do que ainda está por ocorrer na evolução). Esse é um dos subprodutos mais importantes da Sistemática Filogenética, que a torna uma ferramenta extremamente útil para todas as áreas que utilizam informação biológica –uma vez que nenhum grupo de organismos é conhecido em todos os seus caracteres, é sempre necessário estabelecer algum grau de generalização sobre a distributividade de caracteres para compreender os grupos. As generalizações corretas são dadas pela filogenia. A execução de análises filogenéticas torna possível o uso de informações parciais para fazer generalizações legítimas e precisas, o que pode implicar em uma enorme economia de tempo, de energia e, na maioria das vezes, de recursos. O uso desse poder de previsão para caracteres humanos ou de grupos de interesse humano, como os parasitas, foi abordado, por exemplo, por Amorim & Amorim (1992) e agora está sendo utilizado em mais larga escala.

CONSENSO

Os cladogramas, como vimos, são hipóteses sobre as relações filogenéticas em um grupo. Para uma matriz, pode existir dois ou mais cladogramas que tenham o mesmo número de passos. Isso, evidentemente, revela conflito na interpretação da informação filogenética disponível. Assim, foram desenvolvidas as técnicas para comparar e sintetizar a informação filogenética contida em cladogramas diferentes.

A Figura 6.15 mostra três cladogramas do mesmo grupo, com o mesmo número de passos evolutivos. Essa situação, com topologias diferentes e o mesmo número de passos, ocorre com freqüência, especialmente se o número de táxons for grande e a proporção de caracteres incongruentes for relativamente alta. No cladograma da Figura 6.15A, os caracteres 5 e 6 têm dois surgimentos; no cladograma da Figura 6.15B, o caráter 4 tem dois surgimentos e o caráter 3, um surgimento seguido de reversão; no cladograma da Figura 6.15C, os caracteres 3 e 4 têm dois surgimentos independentes.

Esses casos mostram que, em algumas situações, é necessário decidir entre *topologias iguais com distribuições diferentes de caracteres e mesmo número de passos* (ver otimização, no próximo capítulo) e, em outros, entre *topologias diferentes, com distribuições diferentes de caracteres, mas o mesmo número de passos*. Uma das possibilidades seria atribuir arbitrariamente pesos diferentes a caracteres diferentes, o que levaria à escolha de uma das topologias alternativas. Entretanto, além de questionável como método, por causa do grau de subjetividade envolvida, o pouco conhecimento sobre a evolução dos caracteres nos grupos externos ou a ausência de razão particular para decidir

)uadro 6.1. Asseverações (afirmações e negações) sobre distributividade de condições de caracteres e sobre relações de parentesco implícitas no ladograma da Figura 6.14.

Sobre a distributividade de caracteres.
Afirmações.
1. Todo elemento do grupo {A, B, C, D, E, F} apresenta o caráter 1 na condição apomórfica.
2. Todo elemento do grupo {A, B} apresenta o caráter 2 na condição apomórfica.
3. Todo elemento do grupo {A, B} apresenta o caráter 5 na condição plesiomórfica.
4. Todo elemento do grupo {A, B} apresenta o caráter 6 na condição plesiomórfica.
5. Todo elemento do grupo {A, B} apresenta o caráter 7 na condição plesiomórfica.
6. Todo elemento do grupo {A, B} apresenta o caráter 8 na condição plesiomórfica.
7. Todo elemento do grupo {A, B} apresenta o caráter 9 na condição plesiomórfica.
8. Todo elemento do grupo {A, B} apresenta o caráter 10 na condição plesiomórfica.
9. Todo elemento do grupo {A, B} apresenta o caráter 11 na condição plesiomórfica.
10. Todo elemento do grupo {A} apresenta o caráter 3 na condição apomórfica.
11. Todo elemento do grupo {A} apresenta o caráter 4 na condição plesiomórfica.
12. Todo elemento do grupo {B} apresenta o caráter 4 na condição apomórfica.
13. Todo elemento do grupo {B} apresenta o caráter 3 na condição plesiomórfica.
14. Todo elemento do grupo {C, D, E, F} apresenta o caráter 5 na condição apomórfica.
15. Todo elemento do grupo {C, D, E, F} apresenta o caráter 2 na condição plesiomórfica.
16. Todo elemento do grupo {C, D, E, F} apresenta o caráter 3 na condição plesiomórfica.
17. Todo elemento do grupo {C, D, E, F} apresenta o caráter 4 na condição plesiomórfica.
18. Todo elemento do grupo {C} apresenta o caráter 6 na condição apomórfica.
19. Todo elemento do grupo {C} apresenta o caráter 7 na condição plesiomórfica.
10. Todo elemento do grupo {C} apresenta o caráter 8 na condição plesiomórfica.
21. Todo elemento do grupo {C} apresenta o caráter 9 na condição plesiomórfica.
22. Todo elemento do grupo {C} apresenta o caráter 10 na condição plesiomórfica.
23. Todo elemento do grupo {C} apresenta o caráter 11 na condição plesiomórfica.
24. Todo elemento do grupo {D, E, F} apresenta o caráter 7 na condição apomórfica.
25. Todo elemento do grupo {D, E, F} apresenta o caráter 6 na condição plesiomórfica.
26. Todo elemento do grupo {D} apresenta o caráter 8 na condição apomórfica.
27. Todo elemento do grupo {D} apresenta o caráter 9 na condição plesiomórfica.
28. Todo elemento do grupo {D} apresenta o caráter 10 na condição plesiomórfica.
29. Todo elemento do grupo {D} apresenta o caráter 11 na condição plesiomórfica.
30. Todo elemento do grupo {E, F} apresenta o caráter 9 na condição apomórfica.
31. Todo elemento do grupo {E, F} apresenta o caráter 8 na condição plesiomórfica.
32. Todo elemento do grupo {E} apresenta o caráter 10 na condição apomórfica.
33. Todo elemento do grupo {E} apresenta o caráter 11 na condição plesiomórfica.
34. Todo elemento do grupo {F} apresenta o caráter 11 na condição apomórfica.
35. Todo elemento do grupo {F} apresenta o caráter 10 na condição plesiomórfica.

Negações
36. Nenhum elemento externo a {A, B, C, D, E, F} possui o caráter 1 na condição apomórfica.
37. Nenhum elemento externo a {A, B, C, D, E, F} possui o caráter 2 na condição apomórfica.
38. Nenhum elemento externo a {A, B, C, D, E, F} possui o caráter 3 na condição apomórfica.
39. Nenhum elemento externo a {A, B, C, D, E, F} possui o caráter 4 na condição apomórfica.
40. Nenhum elemento externo a {A, B, C, D, E, F} possui o caráter 5 na condição apomórfica.
41. Nenhum elemento externo a {A, B, C, D, E, F} possui o caráter 6 na condição apomórfica.
42. Nenhum elemento externo a {A, B, C, D, E, F} possui o caráter 7 na condição apomórfica.
43. Nenhum elemento externo a {A, B, C, D, E, F} possui o caráter 8 na condição apomórfica.
44. Nenhum elemento externo a {A, B, C, D, E, F} possui o caráter 9 na condição apomórfica.
45. Nenhum elemento externo a {A, B, C, D, E, F} possui o caráter 10 na condição apomórfica.
46. Nenhum elemento externo a {A, B, C, D, E, F} possui o caráter 11 na condição apomórfica.

Sobre o relacionamento filogenético entre os táxons terminais.
47. A é o grupo filogeneticamente mais próximo (o grupo-irmão) de B (e vice-versa)—ou seja, A e B são filogeneticamente mais próximos entre si que qualquer um deles em relação a outra espécie externa a {A, B}, exceto a espécie ancestral comum exclusiva de ambos.
48. E é o grupo filogeneticamente mais próximo de F (e vice-versa).
49. D é o grupo filogeneticamente mais próximo de {E, F} (e vice-versa).
50. C é o grupo filogeneticamente mais próximo de {D, E, F} (e vice-versa).
51. {A, B} é o grupo filogeneticamente mais próximo de {C, D, E, F} (e vice-versa).

em favor de algum dos caracteres recomendam que, de modo geral, nenhum dos cladogramas deve ser considerado melhor. O trabalho não seria conclusivo quanto à indicação de um único cladograma como representação mais provável da filogenia verdadeira do grupo.

Em uma publicação, essa conclusão pode ser apresentada em diferentes cladogramas. Entretanto, o número de cladogramas com o mesmo número de passos em estudos com um número grande de táxons terminais pode ser de centenas ou de milhares. Uma alternativa é fazer a síntese da informação filogenética de todos esses cladogramas em um único cladograma final. A esse processo de *síntese da informação filogenética entre cladogramas conflitantes*, denomina-se Consenso. As árvores (ou cladogramas) de consenso, no entanto, não representam um processo de simples *adição* de informação, mas de aproveitamento, em uma nova árvore, da informação comum, às vezes com *eliminação* da informação conflitante.

Há pelo menos três técnicas para criar árvores de consenso. Foram propostas por Adams (1972), Sokal & Rohlf (1981) e por Margush & McMorris (1981).

O Consenso de Adams (1972; veja também Wiley *et al.*, 1991) pode ser executado em várias etapas, mas segue um princípio básico: *um grupo monofilético de um cladograma que não é conflitante com grupos monofiléticos de outros cladogramas é aproveitado no cladograma final.*

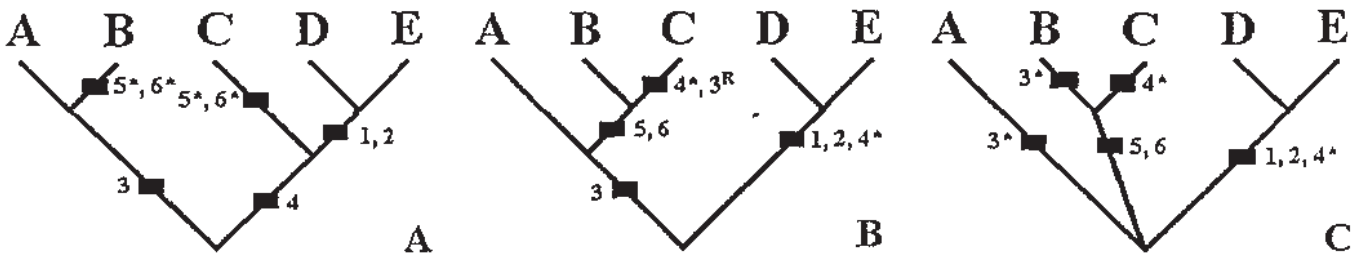


Figura 6.15. Três cladogramas de um mesmo grupo com topologias diferentes e número de passos iguais para a mesma base de dados.

Na Figura 6.15, o grupo {D,E} existe nos três cladogramas, de modo que ele é aproveitado na árvore de consenso de Adams. O grupo {C} aparece com {D,E}, com {B} ou com {A} e {B}, de maneira que não é possível formar qualquer grupo monofilético subordinado que inclua {C}. Os grupos {A} e {B} formam um grupo monofilético no cladograma da Figura 6.15A. Excluída a presença de {C}, também formam um grupo monofilético em 6.15B e não há incongruência com a Figura 6.15C. Assim, a árvore de consenso de Adams para os três cladogramas da Figura 6.15 está na Figura 6.16A.

O Consenso Estrito ou consenso de Sokal & Rohlf (1981) transpõe para a árvore de consenso *apenas os grupos monofiléticos que estão presentes em todos os cladogramas*. Isto, evidentemente, implica em uma perda considerável de informação. Eventualmente, esse pode ser o objetivo de quem produz a árvore de consenso, eliminando todos os grupos dúbios. Em uma situação extrema, perde-se completamente, no consenso, a informação sobre agrupamentos monofiléticos menores dentro de um grupo. A Figura 6.16B exibe a árvore de consenso estrito para os cladogramas da Figura 6.15. Apenas o grupo {D,E} está presente nos três cladogramas, de maneira que a árvore de consenso conterá apenas um grupo monofilético menor, permanecendo {A}, {B} e {C} em uma tetratomia junto com {D,E}.

O Consenso de Maioria ou consenso de Margush & McMorris (1981) toma como princípio manter na árvore de consenso *os grupos monofiléticos presentes na maioria dos cladogramas, haja ou não conflito entre eles*. Na Figura 6.16C, está a árvore de consenso de maioria relativa aos cladogramas da Figura 6.15. Ela inclui os grupos {B,C} e {D,E}, uma vez que este último grupo aparece em todos os cladogramas e que {B} e {C} formam um grupo monofilético em dois dos três cladogramas. Evidentemente, a solução para os casos de "empates", se houver um número par de cladogramas, é arbitrária.

Nota-se que os resultados dos três tipos de análise de consenso podem ser consideravelmente diferentes. Perante várias árvores com igual número de passos, podemos (1) adotar os três tipos de análise e produzir três árvores de consenso; (2) não adotar nenhum consenso e apenas exibir os vários cladogramas conflitantes; ou (3) escolher um método particular de consenso como melhor e, portanto, a árvore resultante.

Dentro do contexto deste livro, é mais importante compreender as diferenças entre as técnicas de consenso do que adotar *a priori* um único método de consenso como melhor. Aparentemente, diferentes situações exigem diferentes técnicas. Assim, é necessário justificar a escolha em cada caso. O consenso estrito elimina *todos* os casos de contradição. Quando não temos, de fato, muita confiança nos dados, esse tipo de árvore é a representação mais clara do problema de falta de confiabilidade. O consenso de Adams aproveita ao máximo os agrupamentos exibidos nos vários cladogramas, cuidando de eliminar apenas os táxons incongruentes. Assim, quando a fonte de dúvida for apenas um táxon sobre o qual pouco se sabe ou sobre o qual os dados não são propriamente confiáveis, a árvore de consenso de Adams seria uma representação apropriada, ainda que seu resultado não esteja estritamente presente em qualquer dos cladogramas individuais. Em algumas análises biogeográficas, utiliza-se esse tipo de consenso. O consenso de maioria acaba por desconsiderar os casos incongruentes presentes em um ou poucos dos cladogramas conflitantes. Esse tipo de procedimento pode ser utilizado concomitantemente com uma análise de pesagem sucessiva dos caracteres (veja adiante): se os caracteres de menor peso (de outra maneira, "pouco confiáveis") são aqueles que geram os cladogramas em minoria, esse tipo de consenso pode ser muito útil. Inversamente, se os caracteres supostamente mais

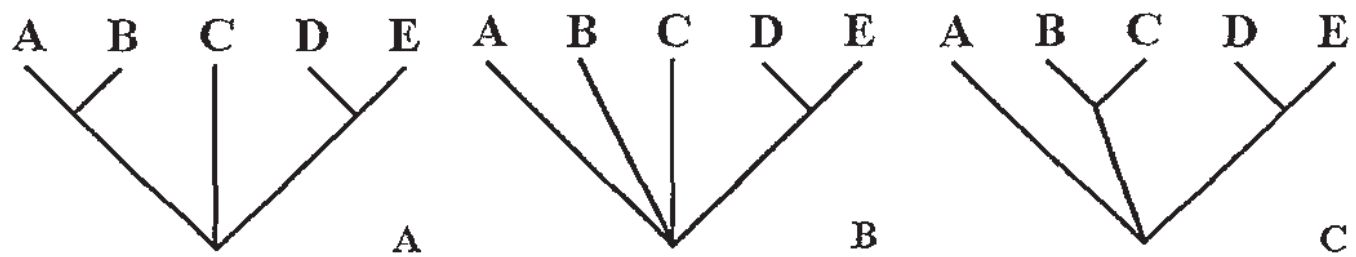


Figura 6.16. Cladogramas de consenso para os cladogramas da Figura 6.14. A. Consenso de Adams. B. Consenso estrito. B. Consenso de maioria.

confiáveis são aqueles em minoria, não se deve utilizar esse tipo de procedimento.

Em qualquer dos casos de uso de árvores de consenso –repito isso à exaustão–, os critérios para a tomada de decisões na análise de um grupo devem ser bem compreendidas por quem executa a análise e as decisões devem ser explicitamente apresentadas na discussão do trabalho. Não é incomum em trabalhos ver a mera aceitação das opções por *default* dos programas, sem justificativa ou menção de suas implicações.

ÍNDICES

Desde o final da década de 1960, tem havido um esforço para mensurar a informação dos cladogramas, de preferência fornecendo resultados que permitam escolher entre cladogramas alternativos. A quantificação mais antiga, o ÍNDICE DE CONSISTÊNCIA, desenvolvido por Kluge & Farris (1969), corresponde a uma mensuração do número de eventos homoplásticos de um determinado caráter ou para um determinado cladograma. Isto é, aplica-se tanto à evolução de caracteres particulares quanto a cladogramas, com conjunto de caracteres. Esse índice é dada pela equação:

$$ci = \frac{m}{s},$$

onde **ci** é o *índice de consistência*, **m** é o *número mínimo de passos que uma série de transformação ou um conjunto de séries de transformação pode exibir em um cladograma* e **s** é o *número efetivo de passos apresentado na evolução do caráter ou presentes no cladograma*.

Para uma série de transformação com apenas dois estados, o número mínimo de passos em um cladograma é 1. Assim, se não há nenhuma homoplasia, há um único surgimento da condição apomórfica desse caráter (s = 1) e, nesse caso, o índice de consistência é 1/1 ou ci = 1,0. Ou seja, o índice de consistência 1,0 sempre indica a ausência de homoplasias. Se, em um cladograma, no entanto, a condição apomórfica surgiu duas vezes ou se surgiu uma vez e sofreu uma reversão, então houve dois passos, de maneira que s = 2 e ci = 0,5.

Da mesma maneira que o índice de consistência se aplica a uma única série de transformação, ele pode medir também a quantidade de homoplasias para o conjunto de séries de transformação em uma árvore. Ou seja, ele medirá a proporção de homoplasias no número total de séries de transformação conhecidas para aquele grupo.

Na Figura 6.17A, o cladograma têm três táxons terminais e cinco caracteres. Cada série de transformação apresenta apenas duas condições, uma delas plesiomórfica e uma apomórfica, o que corresponde a um mínimo de 1 passo. Cada caráter, adicionalmente, só surgiu na evolução desse grupo uma vez. Assim, o número mínimo de passos para os todos os caracteres é 5; o número efetivo de passos ocorridos no cladograma também é 5:

$$ci = \frac{m}{s} = \frac{5}{5} = 1{,}0.$$

Se o índice de consistência do cladograma é igual a 1,0, como foi visto, não há homoplasias ou reversões na evolução do grupo.

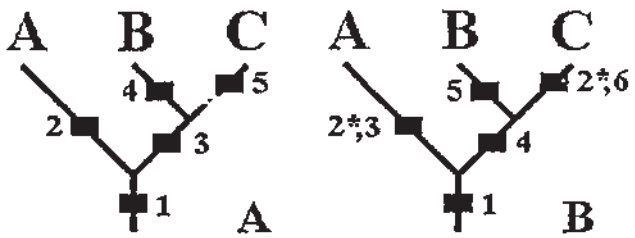


Figura 6.17. Dois cladogramas diferentes para o cálculo do índice de consistência. A, Cladograma com *ci* de 1,0. B. Cladograma com *ci* de 0,86.

Na Figura 6.17B, há três táxons e seis séries de transformação, uma das quais apresenta um evento homoplástico. O número mínimo de passos para seis caracteres com dois estados cada um é seis e o número efetivo de passos presente no cladograma é sete. O índice de consistência desse cladograma é

$$ci = \frac{m}{s} = \frac{6}{7} \cong 0{,}86.$$

Como o índice de consistência é menor que 1, sabemos que há eventos homoplásticos no cladograma. Ou seja, *o índice de consistência é um número maior que 0 e menor ou igual a 1 e que será menor quanto maior for a proporção de eventos homoplásticos em relação ao número de sinapomorfias no cladograma.*

O índice de consistência particularmente do caráter 2 da Figura 6.17B, particularmente, é

$$ci = \frac{m}{s} = \frac{1}{2} = 0{,}5.$$

A Figura 6.18 tem um cladograma no qual há três séries de transformação com mais de duas condições. Para a série de transformação 2, existem a condição plesiomórfica, a condição apomórfica 2a e a condição apomórfica 2b. Nesse caso, o número mínimo de passos para transformar a condição mais plesiomórfica na mais apomórfica é dois. Como não há homoplasias, o índice de consistência dessa série é 2/2, isto é, 1,0. O caráter 6 tem quatro condições, uma

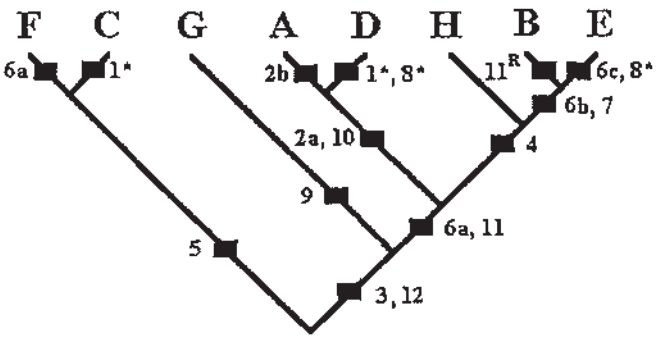


Figura 6.18. Exemplo de cálculo do índice de consistência com séries de transformação com mais de um passo em um cladograma.

plesiomórfica e três sucessivamente apomórficas, sendo que a condição 6a ocorre duas vezes. Nesse caso, o índice de consistência é 0,75 (três passos mínimos e quatro passos efetivos, dois para a condição 6a e um para cada uma das condições 6b e 6c). Os caracteres 1, 8 e 11 também apresentam um evento homoplástico cada um, de maneira que têm índice de consistência 0,5. Note que a reversão à condição plesiomórfica do caráter 11 adiciona um passo à série de transformação, uma vez que a reversão também é um caso de apomorfia. O índice de consistência total do cladograma da Figura 6.18 é

$$ci = \frac{m}{s} = \frac{15}{19} \equiv 0{,}79.$$

Não é simples avaliar o significado desse índice. Aparentemente, ele não passa de um índice descritivo do número de homoplasias encontradas em relação ao número total de caracteres levantados. Não se conhece qualquer mecanismo que implique que a evolução deva ser muito ou pouco parcimoniosa. Tampouco pôde-se demonstrar até agora que, na evolução de alguns grupos, há mais homoplasias que na evolução de outros. Assim, o índice de consistência é apenas uma medida do número efetivo de passos em relação ao que seria a evolução completamente parcimoniosa (um único surgimento de cada apomorfia) das séries de transformação. Para uma mesma matriz, cladogramas com topologias diferentes mas com o mesmo número de passos apresentam igual índice de consistência. Na prática, o que se percebe é que cladogramas com índices de consistência muito baixos, normalmente abaixo de 0,4 ou 0,3, são obtidos freqüentemente quando, *em uma lista de caracteres, há muitos erros de polarização, de verificação da condição de caracteres nos grupos, de codificação de caracteres e de hipóteses de homologia primária*. O aumento da proporção de caracteres com problemas em uma matriz abaixa rapidamente o índice de consistência. Desse modo, índices muito baixos podem ser um *indício* de problemas na interpretação primária dos caracteres, embora não seja impossível que a evolução de um grupo tenha resultado simplesmente em um baixo índice de consistência.

Mais recentemente, Farris (1989) observou que o índice de consistência de um caráter não se altera com a posição que as condições apomórficas ocupavam no cladograma –autapomorfias ou sinapomorfias. Ou seja, os surgimentos independentes em um cladograma ora são autapomorfias, ora são sinapomorfias. A Figura 6.19 apresenta dois cladogramas simples com índice de consistência igual, 0,75. Na Figura 6.19A, a monofilia de um de seus grupos que *reúne* táxons terminais –{C,D}– é *condicionada* por um caráter de evolução homoplástica. Na Figura 6.19B, ambas as ocorrências de homoplasias são autapomorfias. Ou seja, a *topologia* do cladograma da Figura 6.19A é determinada ao menos em parte por homoplasias, o que não é o caso do cladograma da Figura 6.19B.

Para discernir entre esses casos, Farris (1989b) criou outros índices. Um deles, o ÍNDICE DE RETENÇÃO, indica a proporção de autapomorfias e homoplasias em relação ao total de passos. Esse índice leva em consideração outro valor,

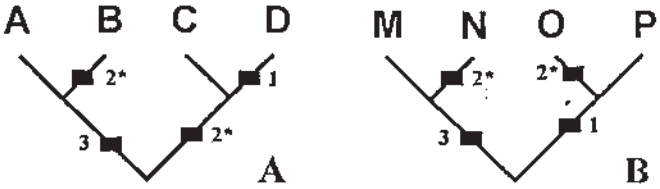


Figura 6.19. Cladogramas com índice de consistência igual, 0,75, mas com os caracteres homoplásticos surgindo em níveis de generalidade diferentes. A. Um dos surgimentos do caráter 2 sustenta uma hipótese de monofiletismo. B. Os caracteres homoplásticos correspondem a surgimentos autapomórficos independentes.

g, que é *o número máximo possível de surgimentos de um caráter em um determinado cladograma*.

Teoricamente, em uma politomia com n ramos terminais, o número máximo de surgimentos de um caráter, g, é n, se a condição apomórfica estiver presente em todos os ramos. Se uma condição apomórfica é encontrada em n, de um total de n ramos terminais, essa condição pode ter surgido, na pior das hipóteses, p vezes na evolução do grupo. Por outro lado, se um caráter existe em sua forma apomórfica em apenas um ramo terminal (uma autapomorfia), g será igual a 1. Assim, g é um número que varia de 1 a n, sendo este o número total de ramos terminais.

A Figura 6.20 contém cinco táxons terminais e onze caracteres. A Tabela 6.1 mostra os valores m, s e g para cada caráter do cladograma dessa figura, além dos índices ci, r e rc.

O índice de retenção (r) é calculado através da equação

$$r = \frac{g - s}{g - m}.$$

Na aplicação dessa equação, três situações básicas podem ser encontradas:

(1) Quando o número efetivo de passos é igual ao número máximo de surgimentos possíveis (g=1 e s=1; g=2 e s=2; etc.), o índice de retenção será sempre zero. Ou seja, *quando*

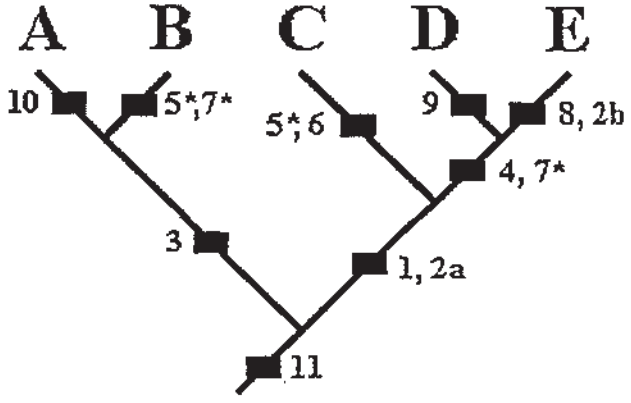


Figura 6.20. Cladograma para cálculo do índice de resiliência, com cinco táxons terminais e 11 caracteres.

Tabela 6.1. Valores *m*, *s*, *g*, *r* e *rc* para os caracteres 1-11 do cladograma da Figura 6.20.

	1	2a	2b	3	4	5	6	7	8	9	10	11
m	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
s	1	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1
g	3	3	1	2	2	2	1	3	1	1	1	5
ci	1	1	1	1	1	0,5	1	0,5	1	1	1	1
r	1	1	0	1	1	0	0	0,5	0	0	0	1
rc	1	1	0	1	1	0	0	0,25	0	0	0	1

todos os surgimentos corresponderem a autapomorfias (homoplásticas ou não) (isto é, quando o número máximo de surgimentos possíveis for igual ao número efetivo de surgimentos), **r=0**.

(2) Quando o número efetivo de passos for igual ao número mínimo de passos (isto é, **s=m**), **r** será 1,0, exceto quando **g** e **s** forem iguais (situação acima, em que **r=0**). Isto é, *quando um caráter não sofrer nenhuma homoplasia e não for uma autapomorfia, ele terá valor máximo*, **r=1,0**.

(3) Quando o número efetivo de passos for diferente do número mínimo de passos (isto é, **sm**), **r** terá um valor entre 0 e 1, exceto quando **g** e **s** forem iguais, em que **r=0**. Isto é, *quando um caráter for sujeito a homoplasias e pelo menos um de seus aparecimentos for sinapomórfico*, **0<g<1,0**. Quanto maior for o número efetivo de passos (**s**), menor será o valor de **g-s** e menor será **r**. Isto é, a ocorrência de poucos eventos homoplásticos em níveis mais amplos de generalidade *eleva* o valor de **r**.

Note que todas as sinapomorfias sem homoplasias tem **r=1,0** (caracteres 1, 2a, 3, 4, 11); todas as autapomorfias, homoplásticas ou não, têm **r=0** (caracteres 2b, 5, 6, 8, 9, 10); e a homoplasia que tem um de seus surgimentos homoplásticos tem **r=0,5** (caráter 3).

A partir desse índice, Farris (1989b) propôs o ÍNDICE DE CONSISTÊNCIA REESCALONADO (**rc**), que é o produto do índice de consistência pelo índice de retenção,

$$rc = r.ci.$$

Como **rc** é o resultado de um produto de dois números que variam apenas entre 0 e 1,0, sua variação também será entre 0 e 1,0.

A diferença entre o índice de consistência e o índice de retenção é que, no primeiro caso, todas as homoplasias têm valor maior que 0, enquanto que, no segundo, apenas as homoplasias não autapomórficas têm valor maior que 0. O índice de consistência reescalonado, **rc**, conseqüentemente, será diferente de zero apenas quando o índice de retenção for diferente de 0. A diferença entre o índice de retenção e o índice de consistência reescalonado é que as homoplasias com surgimento não autapomórfico terão um valor particularmente mais baixo que as sinapomorfias de surgimento único.

Até agora, a discussão do **rc** restringiu-se a caracteres particulares. Para o cálculo do índice reescalonado conjunto de consistência (**RC**) (*ensemble rescaled consistency index*), há que se obter a soma dos valores de **g**, **s**, **m** do cladograma, respectivamente **G**, **S**, **M**. Calcula-se o **CI** para o cladograma, bem como **R** para o cladograma (isto é, R=G-S/G-M). O índice reescalonado de consistência do cladograma será

$$RC = R.CI.$$

O cladograma da Figura 6.20 tem **CI**=0,857 e **R**=0,833. **RC**=0,714. A adição de dois caracteres a esse cladograma como homoplasias autapomórficas, da maneira como está no cladograma da Figura 6.21A, *reduz* seu índice de consistência para 0,778, mas **R** *sobe* para 0,882. Sua adição como homoplasias, como está no cladograma da Figura 6.21B, que envolve reunião de táxons terminais *não altera* o índice de consistência, uma vez que em ambas as situações são dois passos a mais sobre o cladograma da Figura 6.21A. O índice de retenção, no entanto, *cai* para 0,789. Em síntese, a adição de dois pares de homoplasias nas Figuras 6.12B e C não muda o índice de consistência, pois esse índice não é sensível à posição em que as homoplasias se instalam,

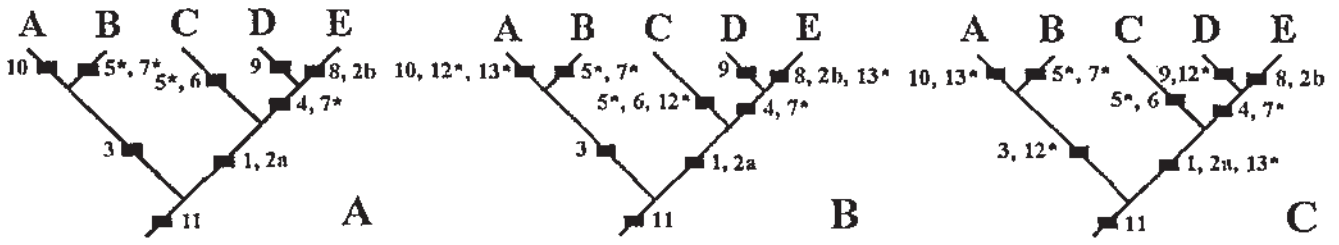


Figura 6.21. O mesmo cladograma da Figura 6.19A, com duas adições diferentes de caracteres homoplásticos em um total de quatro passos. A. As homoplasias correspondem apenas autapomorfias e o índice reescalonado de consistência passa de 0,714 para 0,555. B. As homoplasias correspondem a surgimentos que indicam o monofiletismo de conjuntos de termos e o índice reescalonado de consistência passa de 0,714 para 0,605.

mas o índice de retenção em ambos os casos não é igual. Na Figura 6.21B, o índice de retenção é maior, uma vez que as homoplasias são autapomorfias e não sustentam hipóteses de grupos monofiléticos reunindo táxons terminais; na Figura 6.21C, o índice de retenção é menor, uma vez que as novas homoplasias aparecem reunindo táxons terminais.

Conclui-se, assim, que *entre dois cladogramas com número idêntico de passos (e, conseqüentemente, índice de consistência idêntico), aquele com maior número de homoplasias autapomórficas terá* **RC** *mais alto.*

Pode-se questionar, como já foi feito acima com o índice de consistência, se cladogramas com índices reescalonados de consistência mais altos são ou não mais confiáveis como indicadores de que esses cladogramas reflitam a filogenia verdadeira do grupo. Talvez, no momento, não haja meios de responder definitivamente essa questão. Aparentemente, a evolução não tem nenhum compromisso com índices de consistência, reescalonados ou não. Entretanto, o uso de critérios metodológicos de escolha entre cladogramas com igual número de passos e maior rc pode levar, em média, a uma maior probabilidade de acertos. O melhor critério para nos aproximarmos da filogenia de um grupo, entretanto, é uma excelente base de dados, com estruturas bem estudadas, uma amostragem bem feita de grupos externos, polaridades e séries de transformação bem estabelecidas e cladogramas bem construídos. Esses índices, contudo, não são inúteis. Permitem quantificar certas características dos cladogramas, fazendo com que tenhamos uma leitura mais completa dos resultados a que chegamos.

Bibliografia Recomendada

Adams, E.N. 1972. Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees. *Syst. Zool. 21*:390-397.

Barrett, M.; M.J. Donoghue & E. Sober. 1991. Against consensus. *Syst. Zool. 40*:486-493.

Camin J.H. & R.R. Sokal. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution 19*:311-326.

Carpenter, J.M. 1988. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics 4*:291-296.

Farris, J.S. 1967. The meaning of relationships and taxonomic procedure. *Syst. Zool. 19*:83-92.

Farris, J.S. 1969. A successive weighting approximations approach to character weighting. *Syst. Zool. 18*:374-385.

Farris, J.S. 1970. Methods of computing Wagner trees. *Syst. Zool. 19*:83-92.

Farris, J.S. 1977. Phylogenetic analysis under Dollo's law. *Syst. Zool. 26*:77-88.

Farris, J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic inferences. *In:* Platnick, N.I. & V.A. Funk (eds.), *Advances in cladistics, vol. 2: Proceedings of the second meeting of the Willi Hennig Society*. Columbia University Press, New York.

Farris, J.S.; A.G. Kluge & M.J. Eckhart. 1970. A numerical approach to phylogenetic systematics. *Syst. Zool. 19*:172-189.

Felsenstein, J. 1979. Alternative methods of phylogenetic inference and their interrelationshp. *Syst. Zool. 28*:49-62.

Felsenstein, J. 1983. Parsimony in systematics: Biological and statistical issues. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 14*:313-333.

Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill. University of Illinois Press.

Lipscomb, D.L. 1992. Parsimony, homology and the analysis of multistate characters. *Cladistics 8*:45-65.

Madoison, W.P.; M.J. Donoghue & D.R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool. 33*:83-103.

Marshall, S. 1989. Systematics of *Bitheca*, a new genus of New World Sphaeroceridae (Diptera). *Syst. Entom. 12*:355-380.

Mickevitch, M.F. & D. Lipscomb. 1991. Parsimony and the choice between different transformations for the same character set. *Cladistics 7*:111-139.

Bibliografia Adicional

Allard, M.W. 1990. Further comments on Goodman's maximum parsimony procedure. *Cladistics 6*:283-289.

Archie, J.W. 1989a. A randomization test for phylogenetic information in systematic data. *Syst. Zool. 38*:239-252.

Archie, J.W. 1989b. Homoplasy excess ratios: New indices for measuring levels of homoplasy in phylogenetic systematics and a critique of the consistency index. *Syst. Zool. 38*:253-269.

Archie, J.W. 1990. Homoplasy excess statistics and retention indices: A reply to Farris. *Syst. Zool. 39*:169-174.

Archie, J.W. & J. Felsenstein. 1990. The number of evolutionary steps on random and minimum length trees for random evolutionary data. *Theoret. Pop. Biol.*

Arnold, E.N. 1981. Estimating phylogenies at low taxonomic levels. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch 19*:1-35.

Bremer, K. 1990. Combinable component consensus. *Cladistics 6*:369-372.

Brooks, D.R.; R.T. O'Grady & E.O. Wiley. 1986. A measure of the information content of phylogenetic trees, and its use as an optimally criterion. *Syst. Zool. 35*:571-581.

Brooks, D.R. & E.O. Wiley. 1985. Theories and methods in different approaches to phylogenetic systematics. *Cladistics 1*:1-11.

Bryant, H.N. 1989. An evaluation of cladistic and character analyses as hypothetico-deductive procedures, and the consequences for character weighting. *Syst. Zool. 38*:214-227.

Carpenter, J.M. 1989. Testing scenarios: Wasp social behavior. *Cladistics 5*:131-144.

Cracraft, J. 1981b. Pattern and process in paleobiology: The role of cladistic analysis in systematic paleontology. *Paleobiol. 7*:456-468.

Donoghue, M.J. & M.J. Sanderson. 1992. The suitability of molecular and morphological evidence in reconstructing plant phylogeny. pp. 340-368. *In:* Soltis, P.; D.E. Soltis & J.J. Doyle (eds.), *Molecular systematics in plants*. Chapman & Hall, New York.

Farris, J.S. 1972. Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *Am. Nat. 106*:645-668.

Farris, J.S. 1979. The information content of the phylogenetic system. *Syst. Zool. 28*:483-519.

Farris, J.S. 1981. Distance data in phylogenetic analysis, pp. 2-23. *In:* Funk, V.A. & D.R. Brooks (eds.), *Advances in Cladistics*. New York Botanical Garden, New York.

Farris, J.S. 1982a. Outgroups and parsimony. *Syst. Zool. 31*:328-334.

Farris, J.S. 1982b. Simplicity and informativeness in systematics and phylogeny. *Syst. Zool. 31*:413-444.

Farris, J.S. 1989a. Hennig86. A PC-DOS Program for Phylogenetic Analysis. *Cladistics 5*:163

Farris, J.S. 1989b. The retention index and rescaled consistency index. *Cladistics 5*:417-419.

Farris, J.S. 1990a. Phenetics in camouflage. *Cladistics 6*:91-100.

Farris, J.S. 1990b. The retention index and homoplasy excess. *Syst. Zool. 38*:406-407.

Felsenstein, J. 1970. Maximum likelihood estimation of evolutionary trees from continuous characters. *Syst. Zool. 19*:172-189.

Felsenstein, J. 1973a. On comparing the shapes of taxonomic trees. *Syst. Zool. 22*:50-54.

Felsenstein, J. 1973b. Maximum likelihood and minimum-step methods for estimating evolutionary trees from data on discrete characters. *Syst. Zool. 22*:240-249.

Felsenstein, J. 1977. The number of evolutionary trees. *Syst. Zool. 27*:27-33.

Felsenstein, J. 1978. Cases in which parsimony or compatibility will be positively misleading. *Syst. Zool. 27*:401-410.

Felsenstein, J. 1984. Distance methods for inferring phylogenies: A justification. *Evolution 38*:16-24.

Felsenstein, J. 1988. Phylogenies and quantitative characters. *Ann. Rev. Ecol. Syst. 19*:445-471.

Gaffney, E.S. 1979. An introduction to the logic of phylogeny reconstruction, pp. 79-111. *In:* Cracraft, J. & N. Eldredge (eds.), *Phylogenetic analysis and paleontology*. Columbia University Press, New York.

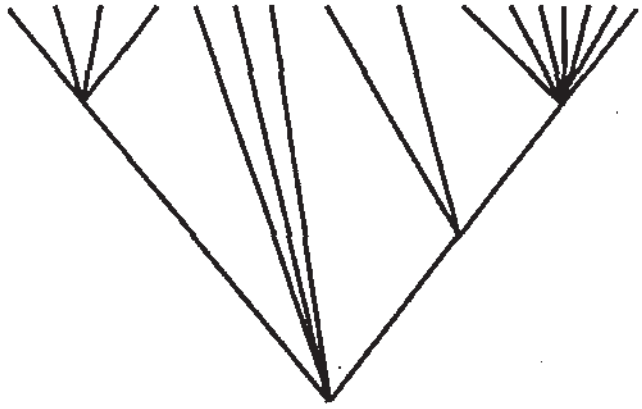
Hillis, D.M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 18*:23-42.

Hull, D. 1964. Consistency and monophyly. *Syst. Zool. 13*:1-11.

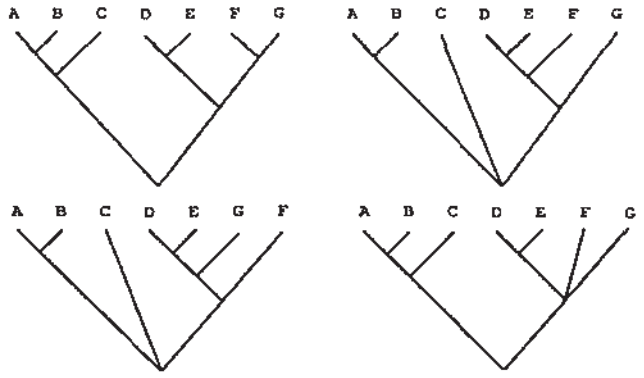
KLUGE, A.G. & J.S. FARRIS. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool. 18*:1-32.
LE QUESNE, W. 1974. The uniquely evolved character concept and its cladistic application. *Syst. Zool. 23*:513-517.
MADDISON, W.P. 1989. Reconstructing character evolution on polytomous cladograms. *Cladistics 5*:365-377.
MARGUSH, T. & F.R. MCMORRIS. 1981. Consensus of *n*-trees. *Bull. Math. Biol. 43*:239-244.
MICHENER, C.D. & R. SOKAL. 1957. A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution 11*(2):130-162.
MICKEVITCH, M.F. & C.M. MITTER. 1981. Treating polymorphic characters in systematics: A phylogenetic treatment of electrophoretic data, pp. 45-58. *In:* FUNK, V.A. & D.R. BROOKS (eds.), *Advances in cladistics. Proceedings of the first metting of the Willi Hennig Society*. New York Botanical Garden, New York.
MICKEVITCH, M.F. & S.J. WELLER. 1990. Evolutionary character analysis: Tracing character change on a cladogram. *Cladistics 6*:137-170.
MIYAMOTO, M.M. 1985. Consensus cladograms and general classifications. *Cladistics 1*:186-189.
MOORE, G.W.; J. BARNABAS & M. GOODMAN. 1973. A method for constructing maximum parsimony ancestral amino acid sequences on a given network. *J. Theor. Biol. 38*:459-485.
NELSON, G. 1989. Cladistics and evolutionary models. *Cladistics 5*:275-289.
PATTERSON, C. 1978. Verifiability. *Syst. Zool. 27*:218-222.
PATTERSON, C. 1982a. Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 12*:195-223.
PLATNICK, N.I. 1978b. Gaps and prediction in classification. *Syst. Zool. 27*:472-474.
SANDERSON, M.J. 1989. Confidence limits on phylogenies: The bootstrap revisited. *Cladistics 5*:113-130.
WAGNER, W.J., JR. 1961. Problems in the classification of ferns, pp. 841-844. *In*: *Recent advances in botany*. University of Toronto Press, Montreal.
WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*.New York, John Wiley & Sons.

EXERCÍCIOS

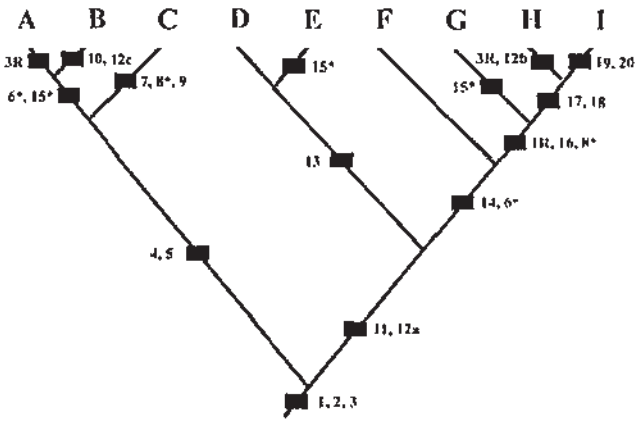
6.1. Quantos cladogramas possíveis completamente resolvidos podem ser encontrados para o cladograma abaixo?



6.2. Procure o cladograma de consenso estrito para o conjunto de cladogramas abaixo.



6.3. Calcule, para o cladograma abaixo, IC, ir, rc, m, s e g.



Capítulo 7
Construção de cladogramas

"Provavelmente, tem grande significado histórico o fato de o próprio Darwin ter dito que a possibilidade de ordenar os organismos em um sistema hierárquico só é explicável assumindo-se uma relação filogenética entre eles: 'o simples fato de que as espécies, tanto extintas quanto viventes, agrupam-se em gêneros, famílias, ordens etc. –uma divisão análoga à variabilidade subjacente– não seria explicável de outra maneira, e pode não nos parecer extraordinário apenas por ser um lugar-comum.'" (Willi Hennig, 1966, *Phylogenetic Systematics*, p. 20)

No começo da década de 1980, quando ministrei meu primeiro curso de Sistemática Filogenética, já tinha uma prática considerável com análises de caracteres. Seguindo o roteiro estabelecido para o curso, mostrei como se construíam matrizes e, a partir das matrizes, eu inferia os cladogramas. Houve alguma dificuldade para que essa etapa fosse bem compreendida pelos alunos. Para meu grande espanto, perguntaram-me: Como, *precisamente*, eu fazia a transposição dos dados da matriz para o cladograma? Eu me havia acostumado a lidar rapidamente com caracteres distribuídos nos táxons terminais em matrizes de caracteres e a solucionar de cabeça as incongruências existentes. A tal ponto eu tinha desenvolvido essa prática de análise, que não me apercebi de que havia um *procedimento* definido por trás da operação e que eu tinha apenas uma noção intuitiva de qual era esse procedimento. Ou seja, eu dominava a terminologia e as bases do método filogenético, mas não tinha uma visão clara de vários detalhes da análise. Levei ainda alguns anos para estar mais ou menos habilitado a responder àquela pergunta.

De fato, muitos dos cladogramas propostos por Hennig nas décadas de 60 e 70 tinham grupos monofiléticos ainda hoje considerados corretos, apesar do estágio ainda inicial da formalização do método. Ao longo dos anos, no entanto, foram sendo apresentados e discutidos vários detalhes das operações envolvidas na análise. Conhecer em detalhe todo o procedimento não apenas permite conduzir corretamente as análises, como também ensinar a metodologia filogenética com mais clareza.

TRANSFORMAÇÃO DE MATRIZES DE CARACTERES EM CLADOGRAMAS

O procedimento análise dos dados em matrizes de caracteres, gerando cladogramas, pode ser feita com ou sem recursos computacionais. Isso, no entanto, é de menor importância. O que é relevante são os critérios adotados para a tomada de decisões que influenciam os resultados da análise. Tanto os procedimentos manuais quanto os computacionais seguem as idéias gerais de Hennig (1966)/ A maneira de proceder a análise, contudo, normalmente segue um procedimento diferente. Na análise manual, de modo geral, adiciona-se à politomia original a informação correspondente a um caráter por vez. O procedimento computacional, por sua vez, proposto originalmente pelo botânico Wagner na década de 40, independentemente de Hennig, foi aproveitado mais recentemente por filogeneticistas que desenvolveram métodos numéricos de análise (veja Capítulo 15). Esse método é executado tomando um táxon terminal inicial e adicionando novos táxons, um de cada vez, considerando o conjunto dos caracteres de cada táxon.

Não serão discutidos, aqui, detalhes do procedimento de adição táxon por táxon usado pelos programas. Para isso, há bons resumos em Wiley (1981), Wiley *et al.* (1991) e em Lipscomb (1992). Aqui será apresentado e discutido, pelos motivos detalhados adiante, apenas o procedimento de adição de caracteres.

Para compreendermos o método de adição de um caráter de cada vez, tomemos um exemplo. A Tabela 7.1 contém uma matriz de caracteres polarizados de um grupo hipotético com oito táxons terminais. A Figura 7.1A mostra uma politomia com os táxons terminais desse grupo, A-H. O primeiro passo é tomar um a um os caracteres da matriz, reunindo o conjunto de táxons que compartilham sua condição apomórfica. Cada caráter individualmente gera uma hipótese de grupo monofilético, que pode ser adicionada à politomia. O caráter 1 reúne os táxons E, F, G e H em um grupo monofilético (Figura 7.1B). O caráter 2, por sua vez, reúne os táxons terminais A, B e C (Figura 7.1C). O caráter 3 reúne B e C (Figura 7.1D); o caráter 4 reúne F e G (Figura 7.1E); o caráter 5 reúne D, E, F, G e H (Figura 7.1F); finalmente, o caráter 6 reúne F, G e H (Figura 7.1G). A Figura 7.2 expressa a informação desses caracteres na forma de um diagrama de Venn.

Os caracteres da Tabela 7.1 não contêm incongruências entre si. Eles guardam relações de subordinação entre grupos ou relações de exclusão completa, como se vê na Figura 7.2. Em casos como esse, a reunião da informação de quaisquer dois caracteres não implica em hipóteses de homoplasias: é possível iniciar a reunião da informação da matriz por qualquer caráter, pois o resultado final será sempre o mesmo.

A Figura 7.3A, por exemplo, soma a informação dos caracteres 1 e 2, enquanto que a Figura 7.3B soma a informação dos caracteres 2 e 3. No primeiro caso, os caracteres mostram dois grupos monofiléticos independentes; no segundo, o caráter 3 mostra que, dentro do grupo monofilético {A, B, C}, indicado pelo caráter 2, {B, C} forma

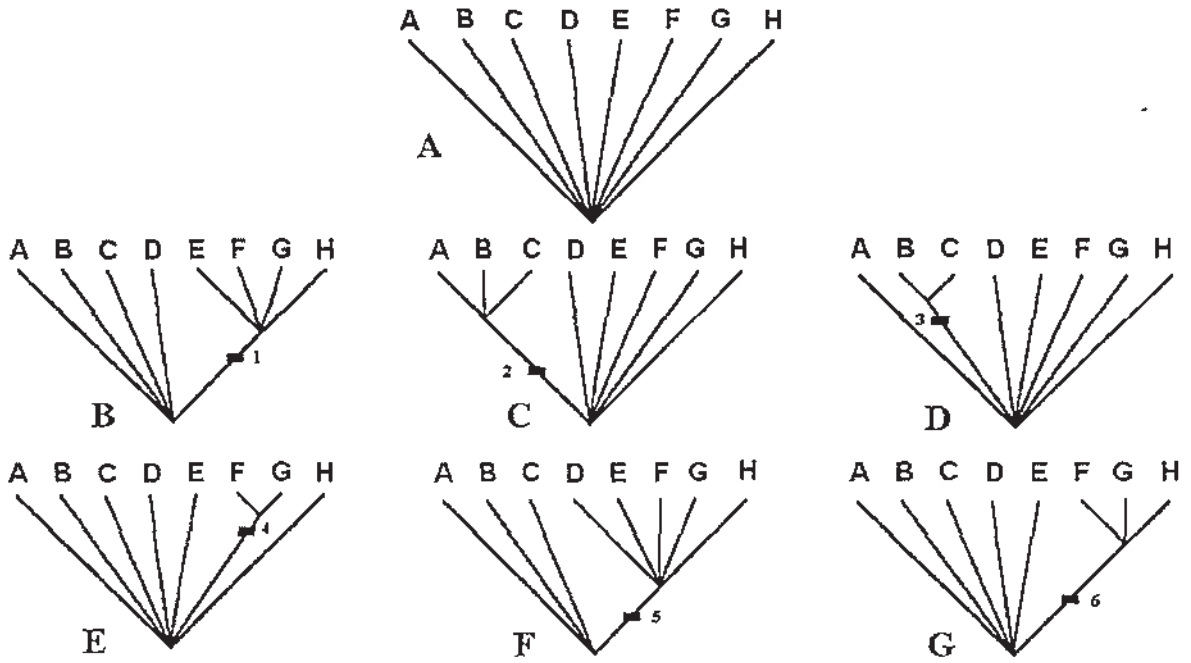


Figura 7.1. Processo de soma de informação sobre caracteres polarizados (presentes na matriz da Tabela 6.1) à politomia inicial, que representa a ausência de conhecimento filogenético. As figuras B-G retratam a informação correspondente a cada um dos seis caracteres da matriz. Os cladogramas H-M correspondem a diferentes estágios de adição de caracteres. Neste caso, não há nenhuma incongruência entre os caracteres que revelasse a existência de homoplasias.

um grupo monofilético menor. A Figura 7.3C soma as informações dos caracteres 1, 2 e 3. Esse cladograma pode ser obtido pela adição do caráter 3 à Figura 7.3D ou pela adição do caráter 1 à Figura 7.3B. A Figura 7.3D mostra a inclusão da informação corresponde ao caráter 4 no cladograma da Figura 7.3C; o cladograma da Figura 7.3E soma o caráter 5 à Figura 7.3D; e a Figura 7.3F apresenta o cladograma completo, com a inclusão da informação do caráter 6 ao cladograma da Figura 7.3E.

A transformação da matriz da Tabela 7.1 em um cladograma mais fácil porque, nesse caso, não há incongruência entre os caracteres e pelo fato de que os táxons já estão apresentados na matriz na mesma seqüência em que aparecem no cladograma. Assim, olhando a própria matriz, é possível visualizar o resultado final, obtido no cladograma. É possível dar destaque aos caracteres compartilhados na matriz circulando as condições apomórficas compartilhadas (Tabela 7.2). O padrão existente fica óbvio, pois há poucos caracteres, poucos táxons terminais e os táxons estão ordenados na matriz. Em casos mais complicados, evidenciar já na matriz os grupos formados pelo compartilhamento de caracteres é muito útil.

Mesmo que haja incongruência, a análise dos dados pode ser feita com seqüências diferentes de adição de caracteres. *Se houver o mesmo critério para solucionar os casos de incongruência, o resultado final será sempre o mesmo*. Quando adicionamos um primeiro caráter à politomia inicial (por exemplo, Figura 7.1B) aceitamos, ao menos

Tabela 7.1. Matriz polarizada de caracteres de um grupo hipotético com oito táxons terminais. Não há incongruência entre os caracteres, de modo que o cladograma resultante não tem homoplasias.

	1	2	3	4	5	6
A	0	1	0	0	0	0
B	0	1	1	0	0	0
C	0	1	1	0	0	0
D	0	0	0	0	1	0
E	1	0	0	0	1	0
F	1	0	0	1	1	1
G	1	0	0	1	1	1
H	1	0	0	0	1	1

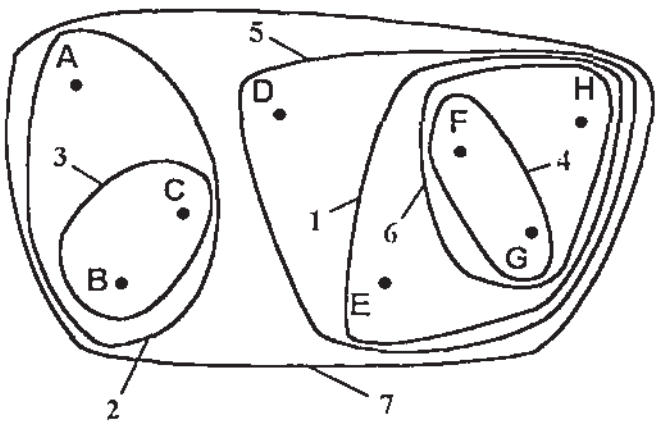


Figura 7.2. Diagrama de Wenn correspondente à distributividade dos caracteres das Tabela 7.1.

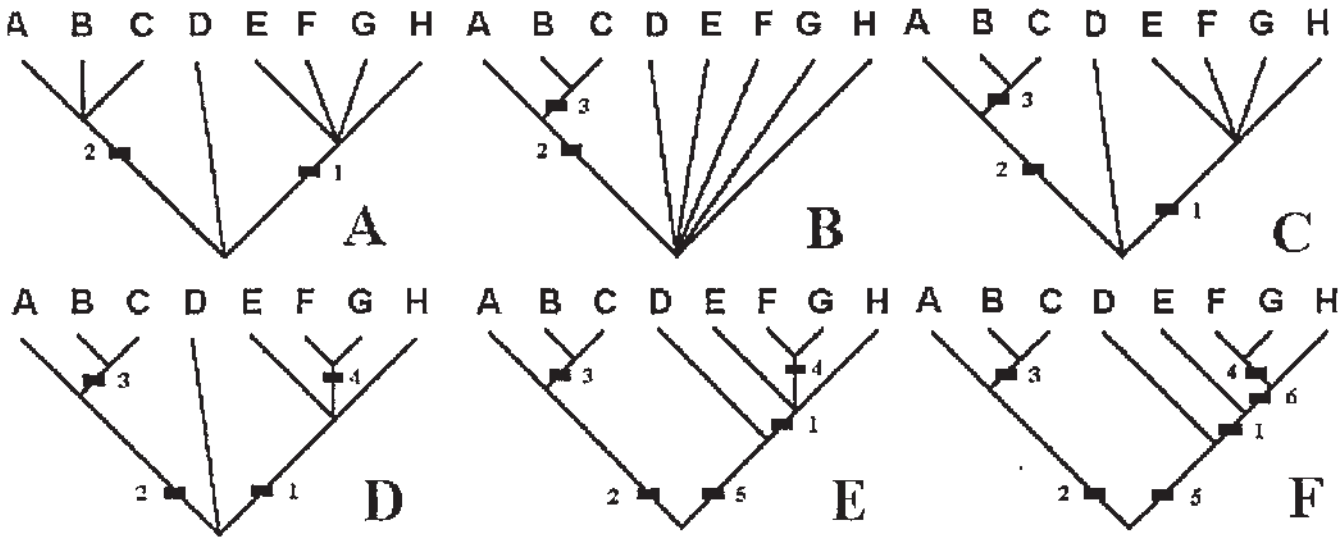


Figura 7.3. Seqüência de cladogramas formados à medida que se soma a informação dos caracteres da Tabela 7.1. Os cladogramas A e B mostram dois começos alternativos, reunindo as informações dos caracteres 1 e 2, e 2 e 3, respectivamente. O cladograma C reúne a informação dos caracteres 1-3 e pode ser obtido a partir da soma do caráter 3 ao cladograma A ou do caráter 1 ao cladograma B. Os cladogramas D-F correspondem a adição, seqüencialmente, dos caracteres 4, 5 e 6 ao cladograma C.

provisoriamente, esse caráter como uma sinapomorfia. Quando há incongruência entre dois ou mais caracteres, no entanto, a manutenção de uma ou outra hipótese de monofilia tem conseqüências distintas.

A Tabela 7.3 contém oito táxons, A-H, mas existe incongruência entre os caracteres. Além disso, a seqüência dos táxons na matriz não é a mesma que no cladograma, o que resulta em uma dificuldade razoável para visualizar as relações entre os grupos. O reordenamento dos táxons na matriz, assim que possível, facilita grandemente a visualização do compartilhamento de caracteres e a análise dos dados. A Tabela 7.4 mostra uma das maneiras de reordenar os dados em uma nova matriz, circundando as apomorfias. As matrizes das Tabelas 7.3 e 7.4 contêm exatamente a mesma informação, mas é mais fácil visualizar os dados na matriz reordenada.

É necessário compreender mais claramente os conceitos de congruência e incongruência entre caracteres. Como já foi visto, apomorfias compartilhadas geram hipóteses de monofilia. Essas hipóteses podem ser expressas na forma de diagramas de Venn (Figs. 4.4, 4.6, 4.9, 7.2). Duas hipóteses de monofilia são *congruentes* entre si se indicarem: (1) grupos monofiléticos completamente separados (ou seja, não há nenhuma espécies em comum nos dois grupos); ou (2) um grupo monofilético completamente incluído no outro (ou seja, *todas* as espécies do grupo menor estão incluídas no grupo maior); e (3) grupos monofiléticos idênticos (dois caracteres compartilhados exatamente pelo mesmo grupo). Do ponto de vista de um diagrama de Venn, esses três casos correspondem, respectivamente, a exclusão completa, inclusão completa ou identidade entre os grupos.

Por outro lado, duas hipóteses são *incongruentes* entre si apenas se parte das espécies incluídas em um grupo também forem incluídas em outro grupo. Isto é, um caráter indica que uma espécie (ou um grupo) faz parte de um grupo monofilético maior, enquanto que outro caráter indica que essa mesma espécie (ou grupo) faz parte de um grupo monofilético distinto. Uma espécie não pode fazer parte de dois grupos monofiléticos separados, de maneira que, nesses casos, uma ou outra ou ambas as hipóteses são falsas. Hipóteses congruentes entre si, portanto, fazem com que ambas as hipóteses sejam corroboradas ou reforçadas. Hipóteses incongruentes entre si, no entanto, mostram *necessariamente* que ao menos uma delas seja falsa. Hipóteses falsas, nesse contexto, significa que a apomorfia compartilhada não se originou uma única vez (ou seja, é uma homoplasia) e, portanto, o grupo de espécies que compartilha essa apomorfia não compõe um grupo monofilético. Logo, nas tabelas de congruência, os caracteres incongruentes com o maior número de outros caracteres são aqueles que têm maior probabilidade de corresponderem a

Tabela 7.2. A mesma matriz da Tabela 7.1, com as condições apomórficas dos caracteres circundadas, para dar destaque aos grupos formados. Graficamente, a informação é semelhante ao diagrama de Venn.

	1	2	3	4	5	6
A	0	1	0	0	0	0
B	0	1	1	0	0	0
C	0	1	1	0	0	0
D	0	0	0	0	1	0
E	1	0	0	0	1	0
F	1	0	0	1	1	1
G	1	0	0	1	1	1
H	1	0	0	0	1	1

Tabela 7.3. Matriz polarizada de caracteres de um grupo hipotético com oito táxons terminais. Há incongruência entre caracteres. A seqüência dos táxons não é a mesma em que eles aparecem no cladograma. A visualização das congruências e dos grupos formados é difícil.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1
D	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1
C	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
H	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1
G	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1
F	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
A	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1
E	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1

Tabela 7.4. Mesmos dados da Tabela 7.3, reordenando os táxons conforme a proximidade entre eles, inferida com uma análise geral da matriz e circundando os táxons que compartilham apomorfias para cada caráter. A visualização das congruências e dos grupos formados é mais fácil.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
F	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
C	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
G	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1
A	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1
D	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1
H	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1
B	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1
E	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1

homoplasias, reversões ou conterem erros em sua formulação.

Vamos agora proceder a um exame mais detalhado de congruência entre os caracteres da Tabela 7.4, criando uma tabela de congruência (Tabela 7.5). Os caracteres com maior incongruência são o caráter 1 (com oito incongruências) e o caráter 8 (com cinco incongruências). Esses são, evidentemente, os caracteres com maior chance de corresponderem a homoplasias e reversões. Por outro lado, os caracteres 2 e 10 e os caracteres 3 e 12 têm a mesma distribuição, isto é, se corresponderem a sinapomorfias, serão sinapomórficos para o mesmo grupo. O caráter 11 apresenta 3 incongruências. O caráter 9 é congruente com todos, mas isso é devido ao fato de ter sua condição apomórfica restrita a um único táxon terminal –é uma autapomorfia. Assim, estará completamente incluído ou completamente excluído de qualquer grupo. *As autapomorfias não são informativas sobre as relações entre táxons terminais e, portanto, não podem ser incongruentes com nenhuma outra informação que diz respeito a relações entre táxons terminais.* De modo geral, as autapomorfias podem ser separadas dessa etapa da análise. São importantes para demonstrar que os táxons terminais são monofiléticos, mas não ajudam a esclarecer as relações filogenéticas entre os membros do grupo no nível de análise delimitado.

Estudando com mais detalhe os caracteres, vemos que o caráter 5 e os caracteres 3 e 12 são *complementares*. Os caracteres 6 e 9 são complementares dentro do grupo definido pelos caracteres 3 e 12. A relação entre os caracteres 4 e 2 (ou 4 e 10) também é de complementaridade dentro do grupo definido pelo caráter 6. A relação entre os caracteres 3, 6, 4 e 7 é de inclusão completa (ou 3, 6 e 10). Assim, os caracteres 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10 e 12 formam um todo coerente e congruente entre si. Estão excluídos desse conjunto os caracteres 1, 8 e 11.

A Figura 7.4A contém a politomia inicial do grupo com os oito táxons terminais. As Figuras 7.4B e 7.4C mostram os cladogramas resultantes da adição à politomia inicial, respectivamente, dos caracteres 1 e 2, incongruentes

Tabela 7.5. Tabela de congruência para os caracteres da Tabela 7.4. Σc = total de congruências; Σi = total de incongruências.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Σc	Σi
1		I	I	C	I	I	C	I	C	I	I	I	3	8
2	I		C	C	C	C	C	I	C	C	C	C	9	2
3	I	C		C	C	C	C	C	C	C	C	C	10	1
4	C	C	C		C	C	C	I	C	C	I	C	9	2
5	I	C	C	C		C	C	C	C	C	C	C	9	2
6	I	C	C	C	C		C	C	C	C	C	C	10	1
7	C	C	C	C	C	C		I	C	C	I	C	9	2
8	I	I	C	I	C	C	I		C	I	C	C	6	5
9	C	C	C	C	C	C	C	C		C	C	C	11	0
10	I	C	C	C	C	C	C	I	C		C	C	9	2
11	I	C	C	I	C	C	I	C	C	C		C	8	3
12	I	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C		10	1

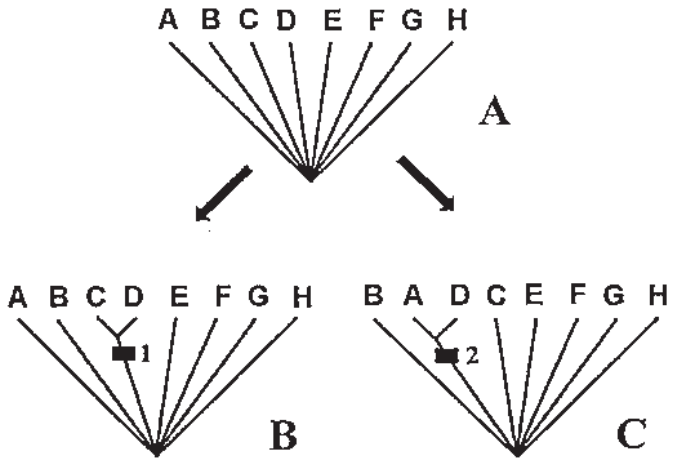


Figura 7.4. Inícios distintos para a construção do cladograma correspondente à Tabela 7.3. A. Politomia inicial com oito táxons terminais (11A). B. Adição inicial do caráter 1, com a formação de um grupo monofilético reunindo C e D. C. Adição inicial do caráter 2, com a formação de um grupo monofilético reunindo A e D.

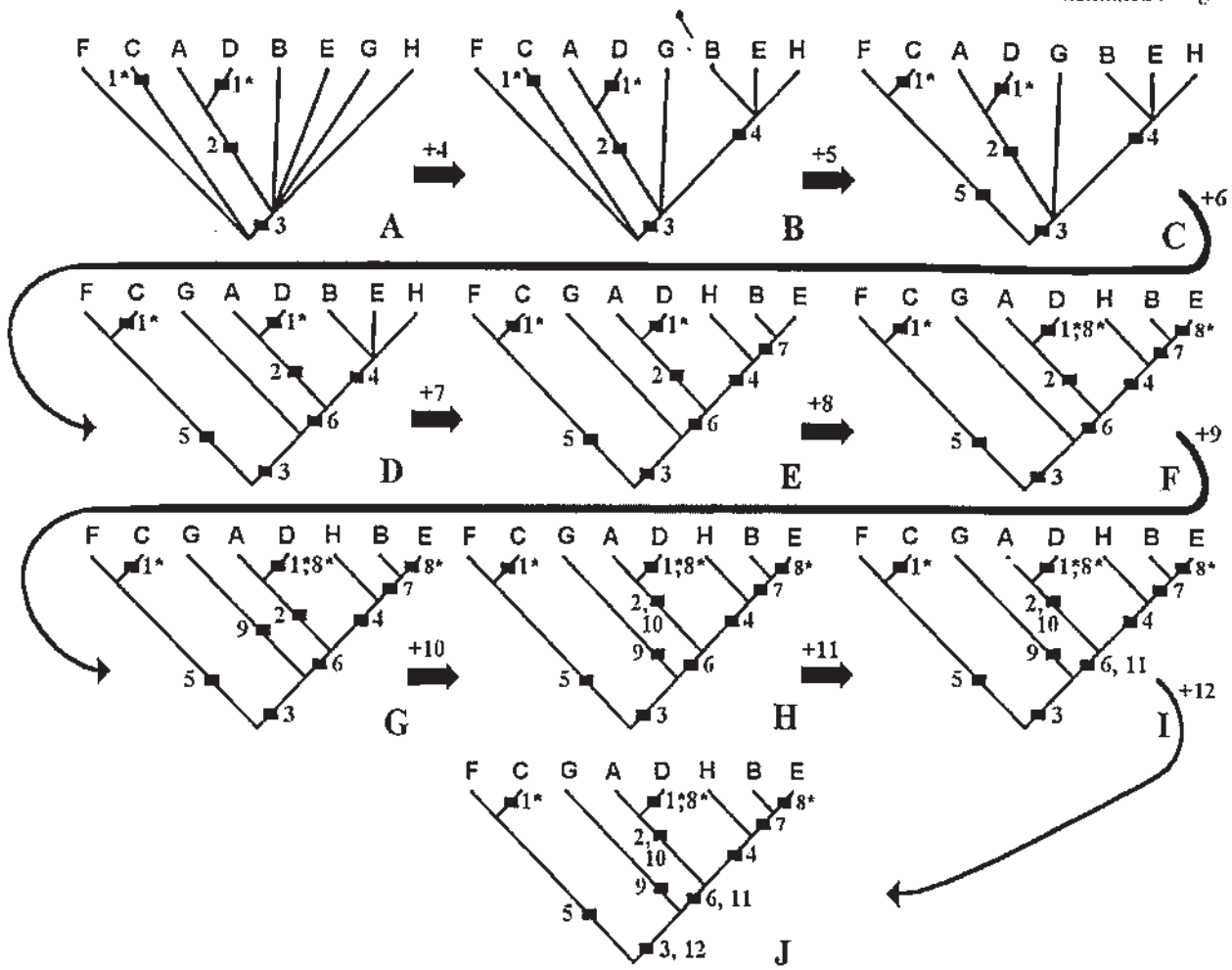


Figura 7.5. Seqüência de adição dos caracteres da Tabela 7.3 ao cladograma da Figura 7.2B, em que o caráter 2 é tomado como sinapomórfico. O cladograma contém 15 passos.

entre si, como já foi visto. Aceitar um ou outro desses caracteres como sinapomorfias implica em filogenias finais certamente distintas. Assim, uma análise da matriz sem o uso de computadores precisa levar em conta qual caráter inicial vai ser tomado para a adição posterior de outros caracteres. Como vimos, o caráter 1 é altamente incongruente com o conjunto de caracteres da Tabela 7.4 e, portanto, não deveria ser utilizado para iniciar a análise. A construção do cladograma, aceitando o caráter 1 como uma sinapomorfia, é feita aqui como exercício, para que se possa avaliar as conseqüências de tomar um caráter fortemente incongruente como supostamente sinapomórfico.

A Figura 7.5 mostra a seqüência de adição de caracteres tomando o cladograma 7.4B como correto. A Figura 7.5A inclui os caracteres 1-3 e as Figuras 7.5B-K correspondem à adição dos caracteres 4-12 da Tabela 7.4, sempre aceitando o caráter 1 como uma sinapomorfia. As Figuras 7.5J e K correspondem a duas maneiras diferentes de compreender a evolução do caráter 12, que resultam em hipóteses filogenéticas distintas.

A Figura 7.6A, por outro lado, apresenta a adição dos caracteres 1 e 3 ao cladograma da Figura 7.4C; as Figuras 7.6B-K, a adição dos caracteres 4-12, considerando o caráter 2 como uma sinapomorfia. O cladograma resultante, no primeiro caso, tomando o caráter 1 como uma sinapomorfia, tem 21 passos (7.5J). O cladograma da Figura 7.6J, tomando o caráter 2 como uma sinapomorfia, tem 15 passos.

Comparando os cladogramas finais (Figs. 7.5J e K, e Figura 7.6J), é possível chegar a conclusões importantes. Se for feita uma análise mais extensa, será possível verificar que há outros cladogramas diferentes com números intermediários de passos entre os das Figuras 7.5J-K e o da Figura 7.6J. Fica claro com esse exemplo que a aceitação de um caráter como uma sinapomorfia implica que os outros caracteres incongruentes com ele serão necessariamente compreendidos como homoplasias. Portanto, as hipóteses de monofilia que se tomam como ponto de partida para uma análise *condicionam necessariamente a interpretação de todos os demais caracteres*. Assim, a fase mais crítica da análise sem o auxílio computacional é a análise de congruência, que define quais são os caracteres mais provavelmente sinapomórficos.

No cladograma mais parcimonioso, com 15 passos (Fig. 7.6J), os caracteres com origem múltipla são 1, 8 e 11. Esses são precisamente os caracteres com maior incongruência. Iniciar a análise com caracteres com alta

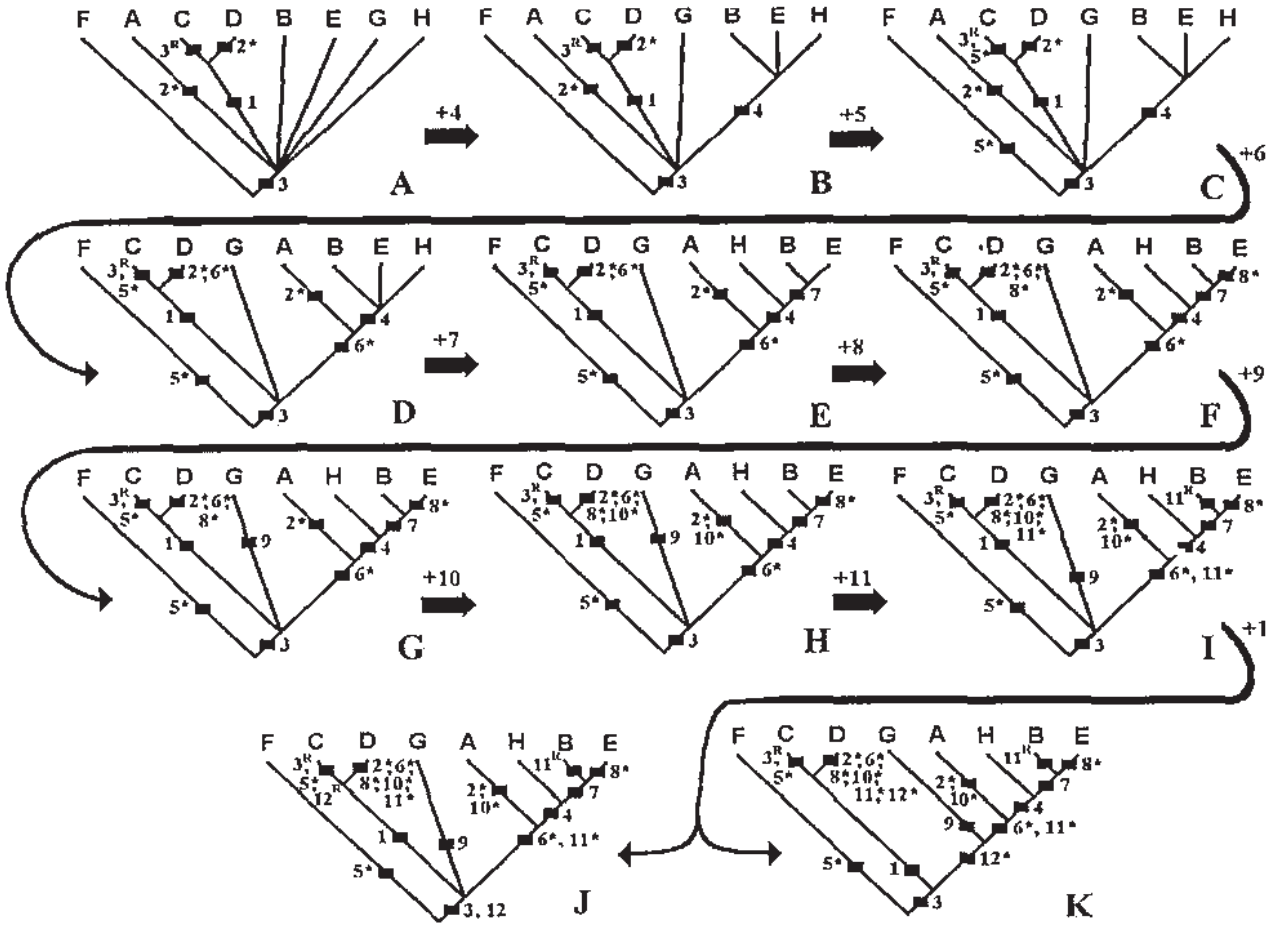


Figura 7.6. Seqüência de adição dos caracteres da Tabela 7.3 ao cladograma da Figura 7.2A, em que o caráter 1 é tomado como sinapomórfico. Duas topologias diferentes são apresentadas (J e K) para o mesmo número de passos, 21.

incongruência certamente leva à obtenção de cladogramas menos parcimoniosos.

Na Figura 7.6, foram adicionados, por simplicidade, os caracteres seguindo sua numeração na matriz. No entanto, nos casos mais complexos, seria preferível adicionar primeiramente todos os caracteres com alta congruência. O caráter 8 foi adicionado quando vários outros caracteres já haviam sido lançados, de maneira que não restavam muitas interpretações possíveis e sua inclusão, antes dos caracteres 9-12, não resultou em um cladograma menos parcimonioso. O caráter 11 também foi adicionado apenas quase ao final da análise.

Algumas outras seqüências possíveis de adição de caracteres poderiam ser estudadas, ainda que chegassem ao mesmo resultado final. Seria possível iniciar a seqüência com os caracteres 3 e 12, que são congruentes com a maior parte dos caracteres e têm, ambos, a mesma distribuição. Note que os caracteres de nível maior de generalidade são os que contêm mais informação (no sentido de que eles informam sobre um número maior de táxons). Depois, poderiam ser adicionados os caracteres 2 e 10, 6, 4 etc., nessa seqüência. A etapa mais difícil da análise, assim, será a compreensão da evolução dos caracteres incongruentes, no final, com a tomada de decisões sobre homoplasias e reversões. Nesse momento da análise, no entanto, já será possível trabalhar com os procedimentos de otimização, uma vez que, se a base de dados é sólida, não haverá alteração nos cálculos gerais de parcimônia. As autapomorfias, como já vimos, podem ser adicionadas ao final, uma vez que não interferem sobre a topologia.

É importante observar que a análise de congruência dos caracteres permite uma compreensão da estrutura dos dados disponíveis. Isto é, a análise de congruência mostra a relação entre os caracteres e permite compreender quais são os caracteres altamente incongruentes (fortes candidatos a homoplasias), os mediamente incongruentes (possíveis homoplasias e reversões) e os pouco incongruentes (fortes candidatos a sinapomorfias). Mais do que apenas permitir a construção do cladograma, como será discutido nos Capítulos 11 e 12, a identificação dos caracteres altamente incongruentes permite direcionar o trabalho de *verificação das hipóteses* que levaram à construção da matriz.

Um pouco de experiência em análises filogenéticas mostra como caracteres mal construídos geram "ruído" na matriz, isto é, muita incongruência. Assim, os caracteres altamente incongruentes, antes de serem candidatos a homoplasias, são candidatos a "maus caracteres". Aqui, maus caracteres não significa caracteres com "pouca relevância"

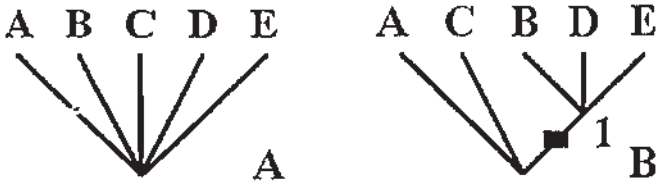


Figura 7.7. Distribuição "ótima" em um cladograma de cinco táxons de um caráter cuja condição apomórfica é compartilhada por três táxons terminais.

biológica ou necessariamente homoplásticos, mas caracteres cuja construção foi feita de modo deficiente: homologia primária, definição de estados de caracteres, polarização, ordenação de séries de transformação complexas, veracidade da base de dados etc. É ingenuidade considerar que todos os caracteres em uma matriz sejam heuristicamente "neutros". As matrizes de caracteres correspondem a um nível grande de elaboração a partir de etapas anteriores que, se não forem bem feitas, interferem diretamente nos resultados finais da análise. A existência de incongruência entre os caracteres não deve servir de subterfúgio para a "purificação" da matriz (isto é, a simples eliminação dos caracteres incongruentes). Além de desonesto, isso pode nos afastar ainda mais da topologia verdadeira do grupo (conquanto entre os caracteres "selecionados" para eliminação podem estar presentes sinapomorfias), empobrece a análise (não permitindo a resolução de níveis importantes na análise) e não permite uma compreensão plena da evolução de caracteres do grupo. Essa visão estrutural dos dados através da análise de congruência, portanto, e a crítica das hipóteses obtidas até então é indispensável na análise.

OTIMIZAÇÃO

Denomina-se Otimização *o procedimento de encontrar a árvore ótima para um determinado conjunto de caracteres*. "Árvore", nesse caso, significa a topologia de um cladograma incluindo a distribuição dos caracteres por seus vários níveis de generalidade. "Ótimo," assim, significa algum critério particular de seleção de cladogramas mais verossímeis. Muitas vezes, fala-se em "distribuição ótima de caracteres" à luz de uma determinada topologia, mas essa é uma simplificação. Parcimônia aplica-se ao conjunto dos caracteres disponíveis. Não é precisamente um caráter que é ótimo para uma árvore, mas uma árvore é ótima para um conjunto de caracteres. Essa simplificação do conceito de otimização é válida apenas quando a distributividade de um novo caráter não afeta a parcimônia global da análise. Otimização, no fundo, é parcimônia; ou ainda, a própria análise filogenética é um processo de otimização.

Vejamos na prática. Quando dispomos de um conjunto de cinco táxons terminais {A, B, C, D, E} e um caráter 1 cujo estado apomórfico é compartilhado por B, D e E, a criação de um cladograma com as relações {A, C {B, D, E}} já corresponde a um processo de otimização, em um sentido geral (Fig. 7.7A-B). Neste caso particular, a escolha do cladograma ótimo leva em consideração a única série de transformação disponível. A otimização, no entanto, pode levar em conta vários caracteres, às vezes dezenas ou centenas. O ponto que interessa destacar nesta discussão é que, para uma mesma topologia, pode haver várias formas possíveis de distribuição dos caracteres no cladograma, com o mesmo número final de passos. às vezes inclusive com diferentes topologias.

Farris (1970) observou que o uso do algoritmo de Wagner não implica necessariamente que os caracteres tenham a distribuição ótima, e desenvolveu um algoritmo para a otimização dos caracteres nos cladogramas. Mais tarde, Maddison *et al.* (1984) formalizaram um outro algoritmo em que o nível de generalidade de cada caráter é obtido em um processo de otimização com duas etapas, uma "descendente" e uma "ascendente" no cladograma (veja resumo em Wiley *et al.*, 1991).

Considere o cladograma da Figura 7.8A. O grupo monofiléticos (P + Q) está bem estabelecido. É indiferente, *do ponto de vista da topologia*, o nível de generalidade a que o caráter 9 possa ser atribuído. O e P são apomórficos para 9 e M, N e Q são plesiomórficos. Qual é a melhor explicação para a distributividade desse caráter? As Figuras 7.8B e 7.8C mostram cladogramas com o mesmo número de passos. A adoção de uma das duas topologias vai depender, conseqüentemente, de critérios adicionais aceitos, com preferência de reversões a surgimentos múltiplos ou vice-versa (veja discussão complementar no Capítulo 11). Assim, além da procura das árvores mais parcimoniosas (com o menor número de passos), é necessário dispor de procedimentos para a otimização de caracteres e para a escolha de um cladograma particular quando houver mais de uma árvore com topologia igual, número idêntico de passos e atribuição distinta para os níveis de generalidade de alguns caracteres. Nesse sentido mais restrito, fazer a otimização de um caráter corresponde a buscar, *dada uma topologia*, qual é a distribuição mais aceitável desse caráter dentro do cladograma.

Há dois critérios básicos de escolha da distribuição

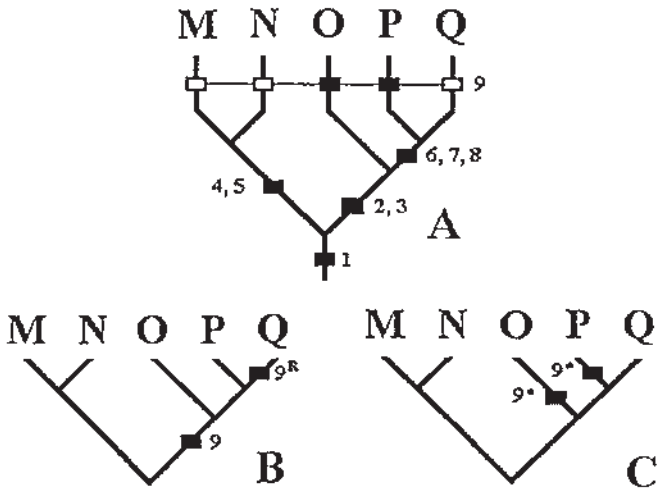


Figura 7.8. Otimização, com dois cladogramas com números iguais de passos, mas atribuição diferente de nível de generalidade de surgimento de um caráter. A. Distribuição das condições apomórfica e plesiomófica do caráter 9. B. Situação em que admite-se uma origem única da condição apomórfica do caráter 9 no ancestral de {O,P,Q} e uma reversão para a condição plesiomórfica em Q. C. Situação em que são admitidas duas origens da condição apomórfica do caráter 9, em O e em P.

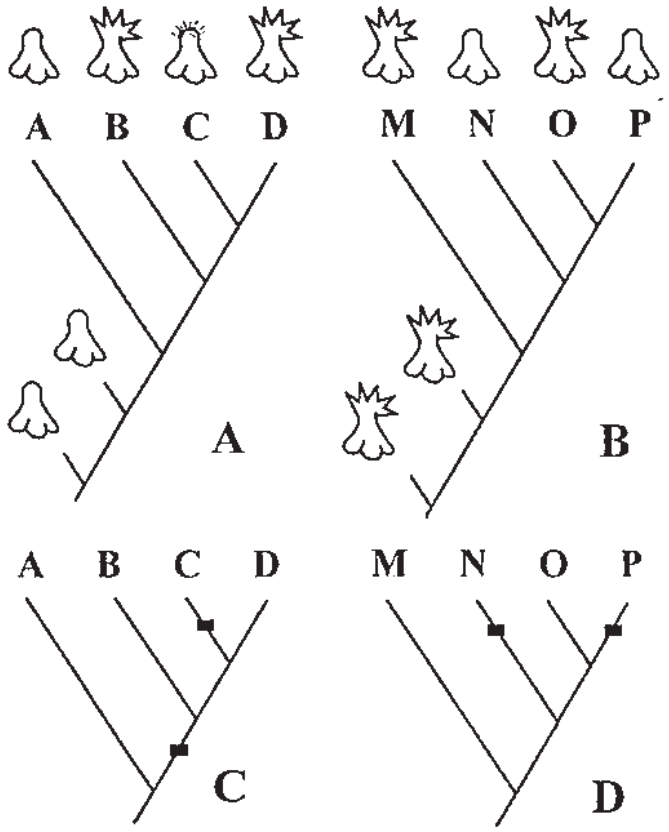


Figura 7.9. Duas situações distintas para a tomada de decisão quanto a otimização. A. A análise dos grupos externos mostra que a condição sem as projeções na estrutura é plesiomórfica. É possível admitir surgimentos homoplásticos idênticos em B e D ou um surgimento na base de {B, C, D}, com uma perda secundária em C; as duas opções são igualmente parcimoniosas. B. A Análise dos grupos externos mostra que a condição com as projeções é plesiomórfica. É possível admitir uma perda na base de {N, O, P}, com uma reaquisição em O ou duas perdas distintas, em N e em P; as duas opções são igualmente parcimoniosas. C. A opção ACCTRAN, no caso da figura A, parece a mais aceitável, em especial porque a "ausência" das projeções em C não é idêntica à condição plesiomórfica verdadeira. D. A opção DELTRAN, no caso de figura B, parece mais aceitável.

dos caracteres para a mesma topologia, se tiverem o mesmo número de passos. Esses critérios gerais foram denominados ACCTRAN e DELTRAN (Swofford & Maddison, 1987).

A sigla ACCTRAN foi obtida da expressão, em inglês, "procedimentos que aceleram (isto é, antecipam) a transformação evolutiva de um caráter (*procedures that ACCelerate the evolutionary TRANsformation of a character*). Ou seja, sempre que possível, esse procedimento atribui a origem de um caráter a um nível de generalidade mais abrangente. Desse modo, quando o número de passos é igual, esse critério privilegia uma origem anterior de um caráter (seguida de uma reversão) em relação a duas ou mais origens homoplásticas (Fig. 7.8B).

A sigla DELTRAN foi obtida da expressão "procedimentos que atrasam a transformação evolutiva de um caráter" (*procedures that DELays the evolutionary TRANsformation of a character*). Isto é, o procedimento privilegia, quando o número de passos é igual, o aparecimento mais tardio de condições idênticas, preferindo homoplasias a surgimentos anteriores com reversões (Fig. 7.8C).

Os procedimentos ACCTRAN e DELTRAN, em si, são algoritmos, isto é, maneiras de proceder em uma determinada operação. São algoritmos diferentes que resultam em decisões diferentes, dependendo do tipo de dados envolvidos. Uma questão diferente dessa, no entanto, é aceitar um ou outro procedimento como norma para interpretar a evolução de caracteres. Eventualmente, um usuário desavisado de programas numéricos de análise pode aceitar sem qualquer questionamento os resultados de uma análise, sem saber se ela dá preferência irrestrita a homoplasias ou a reversões em sua execução (ou seja, se ela segue procedimentos ACCTRAN ou DELTRAN). Alternativamente, um sistemata pode aceitar voluntariamente que as reversões devam ser *sempre* preferidas a casos de homoplasias (procedimento ACCTRAN) ou que as homoplasias devam ser *sempre* preferidas a casos de reversão (procedimento DELTRAN). Finalmente, um sistemata pode analisar caso a caso a evolução dos caracteres –o que parece uma posição sensata– preferindo em alguns casos um evento homoplástico a um surgimento anterior com uma perda secundária e, em outros, uma reversão a dois surgimentos homoplásticos, *discutindo claramente o motivo da decisão sobre cada caráter no texto do trabalho.*

Um detalhe extremamente importante aqui é que não se deve confundir "apomorfia" com "aquisição de estruturas". "Apomorfia" corresponde a uma *modificação*, seja de que tipo for, em uma estrutura pré-existente. Essa modificação pode ser: (1) uma *modificação* na forma de uma estrutura que já existia; (2) o *surgimento* de estruturas novas; (3) a *perda* de uma estrutura ou parte de uma estrutura surgida anteriormente no desenvolvimento ontogenético do organismo.

É possível que mutações em diferentes genes possam ocorrer resultando igualmente na *perda* de uma determinada estrutura no desenvolvimento. As estruturas biológicas são produzidas ontogeneticamente pela ativação de uma seqüência de genes. Em algumas situações, a desativação de qualquer dos genes envolvidos é suficiente para resultar na ausência da estrutura final. Por outro lado, a *origem* de uma determinada estrutura de modo geral ocorre como resultado de mutações idênticas em posições iguais no DNA. A origem, mais de uma vez, de estruturas complexas, portanto, com muitas partes envolvidas, deve depender de um número ainda maior de mutações específicas. Com isso, em princípio, a probabilidade de ocorrer duas vezes a perda de determinadas estruturas deve ser bastante maior que a aquisição mais de uma vez de estruturas. Embora não seja possível quantificar o número de genes e probabilidades precisas de recorrência de mutações, apomorfias como perdas ou como aquisições devem ser consideradas no momento de optar entre procedimentos ACCTRAN e DELTRAN. Em casos em que a apomorfia corresponde à aquisição de uma estrutura, uma origem e uma perda (ACCTRAN) pode ser mais provável que duas aquisições. Em casos em que a apomorfia corresponde a uma perda, a ocorrência de duas perdas independentes (DELTRAN) deve ser mais provável que uma

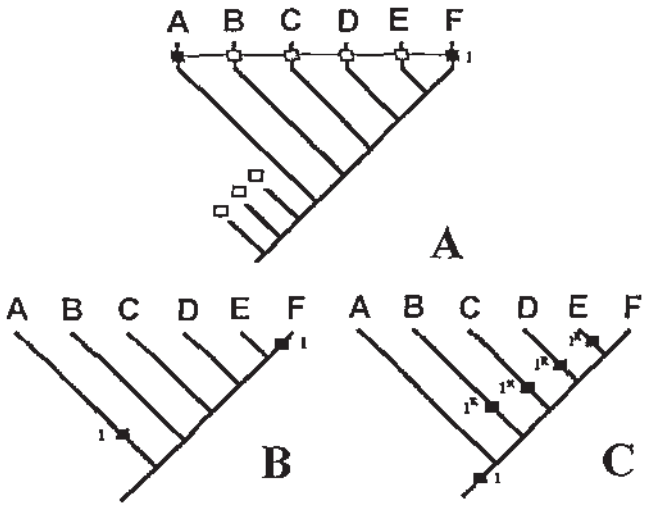


Figura 7.10. Situações alternativas para explicar a evolução da série de transformação do caráter 1, com número de passos diferentes envolvidos. A. Distribuição das condições plesiomórfica e apomórfica do caráter 1 nos táxons terminais do grupo interno e em grupos externos. B. Cladograma mais parcimonioso, em termos de número de passos, com duas origens independentes da condição apomórfica (dois passos). C. Cladograma menos parcimonioso, com um único surgimento e quatro perdas secundárias da condição apomórfica (cinco passos).

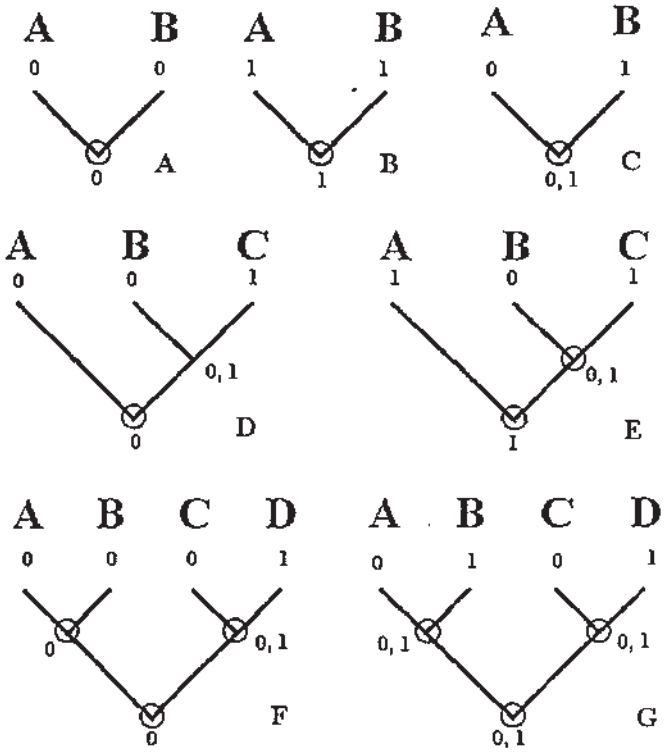


Figura 7.11. Otimização de caracteres a partir de cladogramas com dois, três e quatro táxons terminais. A-B. Cladogramas com dois termos com condições iguais para um caráter, o que leva à atribuição dessa mesma condição à sua espécie ancestral imediata. C. *Idem*, mas com condições diferentes apresentadas pelos termos, o que leva a uma indeterminação temporária ("0,1") da condição no ancestral imediato. D-E. Cladogramas com três termos, sendo que dois ramos-irmãos tem condições diferentes - o ancestral do três terá, na solução mais parcimoniosa, a condição idêntica à do termo com origem basal. F. Cladogramas com quatro termos, agrupados dois a dois, sendo que em um dos pares as condições dos termos são iguais e no outro as condições são distintas - a solução é idêntica à das Figuras 6.19D-E, com a atribuição da condição "0" ao ancestral do par igual entre si. G. *Idem*, mas com ambos os pares com condições distintas - a indefinição também é atribuída ao ancestral de todo o grupo.

perda e uma reaquisição secundária. A adoção de procedimentos únicos, DELTRAN ou ACCTRAN, para todos os caracteres, portanto, deve ser evitada.

Na Figura 7.9, essas duas situações aparecem de modo claro. Antes de fazer uma escolha final, em uma situação como essa, algumas questões devem ser esclarecidas. A topologia está correta? Isto é, quais são os caracteres que sustentam a monofilia do grupo (C + D) e (O + P), respectivamente nas Figuras 7.9A e 7.9B? As estruturas encontradas em A e C, e em B e D, na Figura 7.9A, são, de fato, idênticas? As "ausências" em N e P, na Figura 7.9B, são, de fato, idênticas? Se as condições das estruturas encontradas em O e em P (Figura 7.9B) não forem muito assemelhadas, é possível questionar a homologia secundária das duas condições . Por outro lado, se a parte do corpo onde estaria a estrutura que foi perdida em Q não for muito assemelhada à parte homóloga em M ou em N, pode-se considerar com mais atenção a possibilidade de que tenha havido uma perda secundária da estrutura (veja, por exemplo, as condições em A e C da Fig. 7.9A).

Nas Figuras 7.8 e 7.9, o número de passos é igual nas duas interpretações diferentes, o que obriga a considerar outros aspectos das estruturas envolvidas. Na Figura 7.10, por outro lado, é fácil perceber que o cladograma da Figura 7.10B é mais parcimonioso (isto é, demanda um número bem menor de passos) que o cladograma da Figura 7.10C, uma vez que as alternativas possíveis envolvem números muito distintos de passos (respectivamente, dois e cinco). Nesses casos, apenas excepcionalmente poderia ser escolhida a hipótese menos parcimoniosa por conta do tipo de apomorfia envolvida –perda ou aquisição.

Uma outra maneira de compreender o processo de otimização é entender que ele é o procedimento que permite reconstituir a condição de cada caráter em cada nível do cladograma, ou seja, no plano básico dos vários grupos monofiléticos inclusivos no cladograma. A Figura 7.11 mostra, passo a passo, a execução da análise de otimização. As conclusões sobre um caráter em cada nível são obtidas a partir da informação das espécies imediatamente descendentes. Assim, a reconstituição tem que começar da parte superior para a parte inferior. Lembre-se de que todo raciocínio filogenético é feito a partir da informação das espécies recentes ou de fósseis conhecidos, nunca diretamente de ancestrais.

Nas Figuras 7.11A e 7.11B, os dois ramos terminais de um grupo têm a mesma condição, respectivamente, 0 e 1. Nesses casos, a interpretação mais econômica é que a espécie ancestral do grupo monofilético tinha essa mesma condição, transmitida sem alteração aos descendentes. Na Figura 7.11C, os ramos terminais têm condições distintas, de modo que, em um primeiro momento, não se pode concluir qual era a condição da espécie ancestral. Nesses casos, são anotadas, provisoriamente, as duas condições.

Nas Figuras 7.11D e 7.11E, há três ramos terminais e

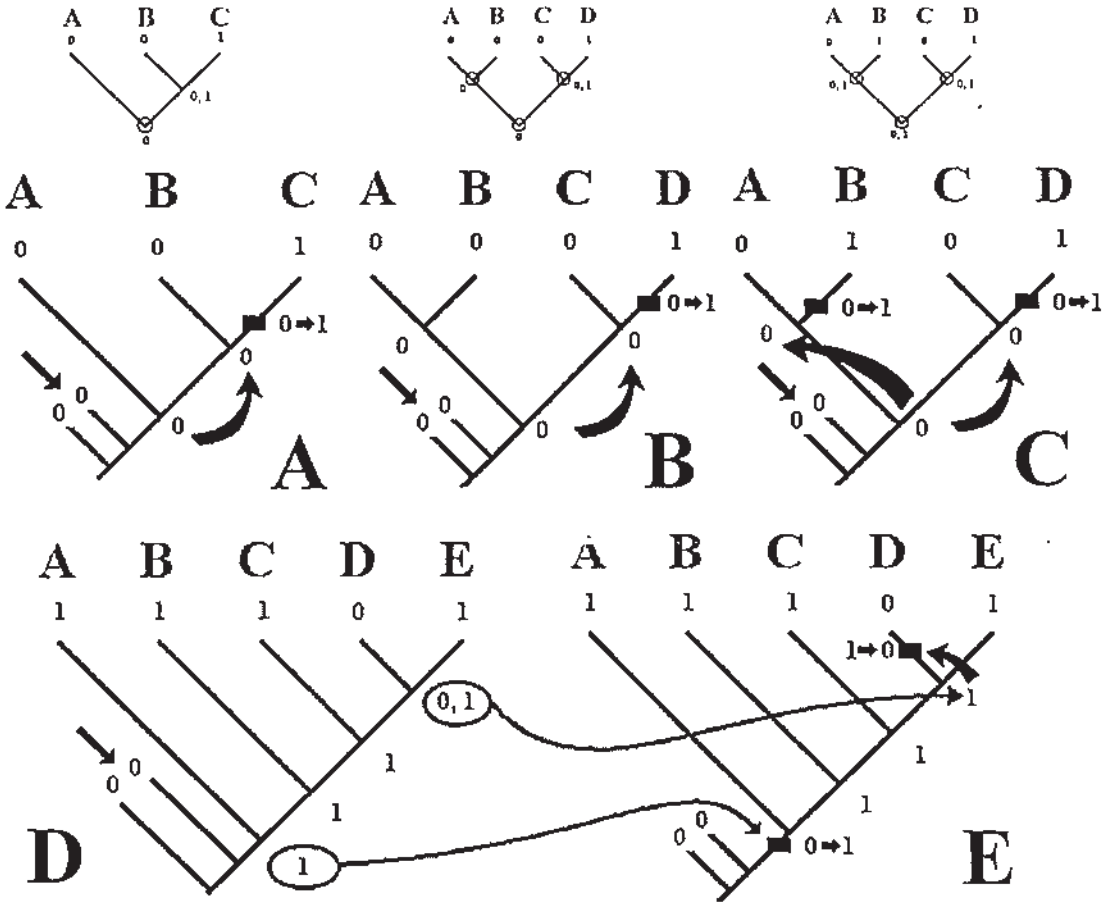


Figura 7.12. Segunda etapa do procedimento de otimização—solução dos casos de indefinição. A. Solução da indefinição da Fig. 7.11D. B. Solução da indefinição da Fig. 7.11F . C. Solução da indefinição da Fig. 7.11G. D-E. As duas etapas de otimização, em que, na primeira etapa, o plano-básico do grupo mostra-se como "1". A segunda etapa, com o uso de grupos ainda mais externos, mostra que a passagem de 0 para 1 era uma sinapomorfia do grupo; a condição em D correspondia a uma reversão. A solução para a dúvida quanto ao plano-básico de {D, E} na verdade dispensaria o conhecimento dos grupos externos, mas isto não permitiria saber a generalidade da condição "1" no grupo.

o par terminal apresenta condições distintas. Nessas situações, anota-se a condição indeterminada na base do par com condições distintas (como na Fig. 7.11C) e no nível mais inferior prevalece a condição do ramo basal.

Nos casos em que houver dois pares de ramos terminais que formam grupos-irmãos, se a condição de um caráter nos quatro ramos terminais for igual, para as três espécies ancestrais haverá indefinição de condição (Fig. 7.11F). Finalmente, se em cada par de ramos terminais as duas condições aparecerem, prevalecerá dúvida quanto à condição na base do grupo.

Na primeira etapa da otimização, as condições provisórias são anotadas em cada nível em que os ramos irmãos têm informações conflitantes. Em síntese, se as condições de dois ramos terminais forem iguais, essa condição particular é atribuída ao plano básico (Figs. 7.1A-B); se as condições forem diferentes, ambas as condições são atribuídas ao plano básico (Fig. 7.11C); se em um dos ramos há indefinição e no outro há apenas uma das condições, essa última condição será atribuída ao plano básico (Fig. 7.11D-E).

É necessário, agora, solucionar os níveis cujas condições são dúbias. A solução é feita de "baixo para cima", iniciando-se com as informações obtidas nos grupos mais externos, em cada nível com condição dúbia. Nas Figuras 7.12A-C, a otimização pelos grupos externos indica que a condição 0 é a condição do plano básico de cada grupo. Essa condição da base do grupo *é transmitida inalterada para os níveis seguintes, sempre que estes forem 0 ou indefinidos ("0, 1")* (Fig. 7.12A-C). Essa condição plesiomórfica "0" será alterada apenas quando a condição de um ramo for, de fato, "1". Assim, aparecerão as sinapomorfias indicadas por retângulos nos cladogramas. Em algumas situações, a primeira fase da otimização já havia indicado sem dubiedade que o plano básico do grupo apresentava a condição "1"(Fig. 7.12E). Se a condição dos grupos externos for "1", será uma arqueomorfia nesse nível e o cladograma final terá apenas uma apomorfia correspondente à passagem da condição "1" para a condição "0", mas se os grupos externos forem "0", haverá uma passagem dessa condição para a condição "1" na base do grupo e uma reversão à condição "0" mais acima (Fig. 7.12F).

Os casos das Figura 7.11 e 7.12 não apresentam conflitos de interpretação. A distributividade das condições "0" e "1" leva a uma única interpretação, mais parcimoniosa de origem de apomorfias. As situações em que pode haver

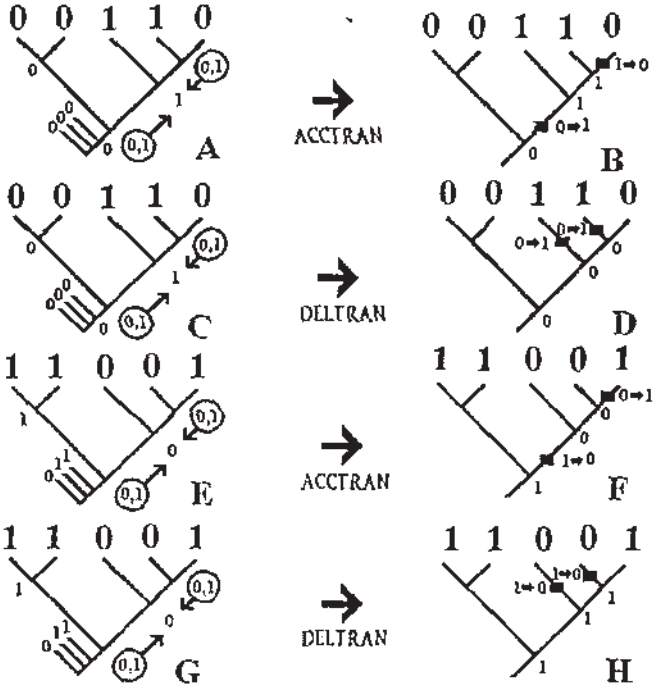


Figura 7.13. Procedimentos ACCTRAN e DELTRAN em situações em que origem múltipla ou origem única com reversão resultam no mesmo número de passos. Quando a condição encontrada nos grupos externos leva à atribuição da condição "0" ao plano-básico do grupo, pode-se aceitar uma origem com uma reversão (A-B) —ACCTRAN— ou duas origens independentes (C-D) —DELTRAN. Quando a condição encontrada nos grupos externos leva à atribuição da condição "1" ao plano-básico do grupo, pode-se aceitar uma perda secundária e uma posterior reaquisição da condição apomórfica (E-F) —ACCTRAN— ou duas reversões independentes para uma mesma condição plesiomórfica DELTRAN.

conflito de interpretação entre procedimentos ACCTRAN e DELTRAN são aquelas em que, ao longo de quatro níveis consecutivos, aparece: (1) a condição "1" no terceiro nível e a condição "0" no primeiro, com a condição indeterminada "0, 1" nos segundo e quarto níveis (Figs. 7.13A,C) ou (2) com a condição "0" no terceiro nível e "1" no primeiro, com a condição indeterminada "0, 1" nos segundo e quarto níveis (Figs. 7.13D,F).

Quando o procedimento ACCTRAN for preferido para a primeira dessas situações, em que o nível basal apresentar 0 (Fig. 7.13A-B), o primeiro nível com indefinição será transformado em 1, *antecipando* o surgimento da condição apomórfica, com a aceitação de uma reversão em nível mais terminal. Com esse procedimento, quando o nível basal apresentar 1 (Fig. 7.13E-F), o primeiro nível com indefinição será transformado em 0 pelo mesmo motivo. Quando o procedimento DELTRAN é adotado nas situações em que o nível basal apresentar 0 (Fig. 7.13C-D), o primeiro nível com indefinição será transformado em 0, *retardando* o aparecimento da condição apomórfica, que surgirá mais de uma vez nos ramos que apresentam a condição 1. Quando o nível basal apresentar 1 (Fig. 7.13G-H), o primeiro nível com indefinição será transformado em 1, fazendo com que a condição 0 (apomórfica neste nível de generalidade) surja como reversão mais de uma vez.

Vale destacar que, para o domínio pleno da análise filogenética, é necessário dominar o processo de escolha do nível de surgimento das condições apomórficas em um cladograma, ou seja, os procedimentos de otimização. Acima, foram dadas algumas sugestões de como fazer a análise de otimização e alguns exemplos relativamente simples. Situações mais complexas podem exigir mais de dois surgimentos independentes ou mais de duas condições em uma série de transformação. Além de dominar o processo, entretanto, é necessário compreender o significado da questão. Caracteres referem-se a eventos evolutivos, mas nem tudo o que denominamos caracteres, como será discutido no Capítulo 12, corresponde a eventos de igual probabilidade de ocorrência. Isso significa que nem *sempre* as árvores com o mesmo *número de passos* têm a mesma probabilidade de ocorrer. Não devemos tomar o conceito de parcimônia em sentido exageradamente simples, em que a árvore com o menor número de passos é *necessariamente* melhor. Mesmo nos casos em que a diferença no número de passos for considerável, vale a pena compreender as implicações das hipóteses alternativas com número próximo de caracteres. Em casos excepcionais, pode ser mais justificável, por causa dos caracteres envolvidos, um cladograma com um ou dois passos a mais que correspondam a múltiplas perdas, por exemplo, que um cladograma mais curto que admita múltiplos ganhos de estruturas. Essas conclusões devem ser tomadas *após* a análise de caracteres, com um quadro completo dos caracteres disponíveis e uma avaliação da confiabilidade das hipóteses que sustentam cada caráter.

Bibliografia Recomendada

ADAMS, E.N. 1972. Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees. *Syst. Zool. 21*:390-397.

BARRETT, M.; M.J. DONOGHUE & E. SOBER. 1991. Against consensus. *Syst. Zool. 40*:486-493.

CAMIN J.H. & R.R. SOKAL. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution 19*:311-326.

CARPENTER, J.M. 1988. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics 4*:291-296.

FARRIS, J.S. 1967. The meaning of relationships and taxonomic procedure. *Syst. Zool. 19*:83-92.

FARRIS, J.S. 1969. A successive weighting approximations approach to character weighting. *Syst. Zool. 18*:374-385.

FARRIS, J.S. 1970. Methods of computing Wagner trees. *Syst. Zool. 19*:83-92.

FARRIS, J.S. 1977. Phylogenetic analysis under Dollo's law. *Syst. Zool. 26*:77-88.

FARRIS, J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic inferences. *In:* PLATNICK, N.I. & V.A. FUNK (eds.), *Advances in cladistics, vol. 2: Proceedings of the second meeting of the Willi Hennig Society*. Columbia University Press, New York.

FARRIS, J.S.; A.G. KLUGE & M.J. ECKHART. 1970. A numerical approach to phylogenetic systematics. *Syst. Zool. 19*:172-189.

FELSENSTEIN, J. 1979. Alternative methods of phylogenetic inference and their interrelationship. *Syst. Zool. 28*:49-62.

FELSENSTEIN, J. 1983. Parsimony in systematics: Biological and statistical issues. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 14*:313-333.

HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill. University of Illinois Press.

LIPSCOMB, D.L.1992. Parsimony, homology and the analysis of multistate characters. *Cladistics 8*:45-65.

MADDISON, W.P.; M.J. DONOGHUE & D.R. MADDISON. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool. 33*:83-103.

MARSHALL, S. 1989. Systematics of *Bitheca*, a new genus of New World Sphaeroceridae (Diptera). *Syst. Entom. 12*:355-380.

MICKEVITCH, M.F. & D. LIPSCOMB. 1991. Parsimony and the choice between different transformations for the same character set. *Cladistics 7*:111-139.

Bibliografia Adicional

ALLARD, M.W. 1990. Further comments on Goodman's maximum parsimony procedure. *Cladistics 6*:283-289.

ARCHIE, J.W. 1989a. A randomization test for phylogenetic information in systematic data. *Syst. Zool. 38*:239-252.

ARCHIE, J.W. 1989. Homoplasy excess ratios: New indices for measuring levels of homoplasy in phylogenetic systematics and a critique of the consistency index. *Syst. Zool. 38*:253-269.

ARCHIE, J.W. 1990. Homoplasy excess statistics and retention indices: A reply to Farris. *Syst. Zool. 39*:169-174.

ARCHIE, J.W. & J. FELSENSTEIN. 1990. The number of evolutionary steps on random and minimum length trees for random evolutionary data. *Theoret. Pop. Biol.*

ARNOLD, E.N. 1981. Estimating phylogenies at low taxonomic levels. Z *Zool. Syst. Evolutionsforsch 19*:1-35.

BREMER, K. 1990. Combinable component consensus. *Cladistics 6*:369-372.

BROOKS, D.R.; R.T. O'GRADY & E.O. WILEY. 1986. A measure of the information content of phylogenetic trees, and its use as an optimally criterion. *Syst. Zool. 35*:571-581.

BROOKS, D.R. & E.O. WILEY. 1985. Theories and methods in different approaches to phylogenetic systematics. *Cladistics 1*:1-11.

BRYANT, H.N. 1989. An evaluation of cladistic and character analyses as hypothetico-deductive procedures, and the consequences for character weighting. *Syst. Zool. 38*:214-227.

CARPENTER, J.M. 1989. Testing scenarios: Wasp social behavior. *Cladistics 5*:131-144.

CRACRAFT, J. 1981b. Pattern and process in paleobiology: The role of cladistic analysis in systematic paleontology. *Paleobiol. 7*:456-468.

DONOGHUE, M.J. & M.J. SANDERSON. 1992. The suitability of molecular and morphological evidence in reconstructing plant phylogeny, pp. 340-368. *In:* SOLTIS, P.; D.E. SOLTIS & J.J. DOYLE (eds.), *Molecular systematics in plants*. Chapman & Hall, New York.

FARRIS, J.S. 1972. Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *Am. Nat. 106*:645-668.

FARRIS, J.S. 1979. The information content of the phylogenetic system. *Syst. Zool. 28*:483-519.

FARRIS, J.S. 1981. Distance data in phylogenetic analysis, pp. 2-23. *In*: FUNK, V.A. & D.R. BROOKS (eds.), *Advances in Cladistics*. New York Botanical Garden, New York.

FARRIS, J.S. 1982a. Outgroups and parsimony. *Syst. Zool. 31*:328-334.

FARRIS, J.S. 1982b. Simplicity and informativeness in systematics and phylogeny. *Syst. Zool. 31*:413-444.

FARRIS, J.S. 1989a. Hennig86. A PC-DOS Program for Phylogenetic Analysis. *Cladistics 5*:163

FARRIS, J.S. 1989b. The retention index and rescaled consistency index. *Cladistics 5*:417-419.

FARRIS, J.S. 1990a. Phenetics in camouflage. *Cladistics 6*:91-100.

FARRIS, J.S. 1990b. The retention index and homoplasy excess. *Syst. Zool. 38*:406-407.

FELSENSTEIN, J. 1970. Maximum likelihood estimation of evolutionary trees from continuous characters. *Syst. Zool. 19*:172-189.

FELSENSTEIN, J. 1973a. On comparing the shapes of taxonomic trees. *Syst. Zool.* 22:50-54.

FELSENSTEIN, J. 1973b. Maximum likelihood and minimum-step methods for estimating evolutionary trees from data on discrete characters. *Syst. Zool. 22*:240-249.

FELSENSTEIN, J. 1977. The number of evolutionary trees. *Syst. Zool. 27*:27-33.

FELSENSTEIN, J. 1978. Cases in which parsimony or compatibility will be positively misleading. *Syst. Zool. 27*:401-410.

FELSENSTEIN, J. 1984. Distance methods for inferring phylogenies: A justification. *Evolution 38*:16-24.

FELSENSTEIN, J. 1988. Phylogenies and quantitative characters. *Ann. Rev. Ecol. Syst. 19*:445-471.

GAFFNEY, E.S. 1979. An introduction to the logic of phylogeny reconstruction, pp. 79-111. *In:* CRACRAFT, J. & N. ELDREDGE (eds.), *Phylogenetic analysis and paleontology*. Columbia University Press, New York.

HILLIS, D.M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 18*:23-42.

HULL, D. 1964. Consistency and monophyly. *Syst. Zool. 13*:1-11.

KLUGE A.G. & J.S. FARRIS. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool. 18*:1-32.

LE QUESNE, W. 1974. The uniquely evolved character concept and its cladistic application. *Syst. Zool. 23*:513-517.

MADDISON, W.P. 1989. Reconstructing character evolution on polytomous cladograms. *Cladistics 5*:365-377.

MARGUSH, T. & F.R. MCMORRIS. 1981. Consensus of *n*-trees. *Bull. Math. Biol. 43*:239-244.

MICHENER, C.D. & R. SOKAL. 1952. A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution 11*(2):130-162.

MICKEVITCH, M.F. & C.M. MITTER. 1981. Treating polymorphic characters in systematics: A phylogenetic treatment of electrophoretic data, pp. 45-58. *In:* FUNK, V.A. & D.R. BROOKS (eds.), *Advances in cladistics. Proceedings of the first metting of the Willi Hennig Society*. New York Botanical Garden, New York.

MICKEVITCH, M.F. & S.J. WELLER. 1990. Evolutionary character analysis: Tracing character change on a cladogram. *Cladistics 6*:137-170.

MIYAMOTO, M.M. 1985. Consensus cladograms and general classifications. *Cladistics 1*:186-189.

MOORE, G.W.; J. BARNABAS & M. GOODMAN. 1973. A method for constructing maximum parsimony ancestral amino acid sequences on a given network. *J. Theor. Biol. 38*:459-485.

NELSON, G. 1989. Cladistics and evolutionary models. *Cladistics 5*:275-289.

PATTERSON, C. 1978. Verifiability. *Syst. Zool. 27*:218-222.

PATTERSON, C. 1982. Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 12*:195-223.

PLATNICK, N.I. 1978. Gaps and prediction in classification. *Syst. Zool. 27*:472-474.

SANDERSON, M.J. 1989. Confidence limits on phylogenies: The bootstrap revisited. *Cladistics 5*:113-130.

WAGNER, W.J., JR. 1961. Problems in the classification of ferns, pp. 841-844. *In: Recent advances in botany*. University of Toronto Press, Montreal.

WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*.New York, John Wiley & Sons.

EXERCÍCIOS

7. Análises de matrizes com dados hipotéticos

7.1. Dada a série de transformação $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3 \rightarrow 4 \rightarrow 5$ e sua distribuição pelos grupos da matriz da Tabela 7.6, construa um cladograma com a informação disponível.

Tabela 7.6. Matriz polarizada de caracteres para as condições encontradas de um caráter nos grupos A-I.

A	B	C	D	E	F	G	H	I
2	1	2	5	1	4	4	3	4

7.2. Construa os cladogramas mais parcimoniosos para o grupo da matriz da Tabela 7.7, indicando em cada cladograma o nível para os quais os caracteres são sinapomórficos ou homoplásticos, o cladograma mais parcimonioso, o número de passos e o índice de consistência.

Tabela 7.7. Matriz polarizada de caracteres. São apresentados quatro grupos, A, B, C e D, e sete caracteres. Todos os caracteres têm apenas duas condições.

	1	2	3	4	5	6	7
A	0	1	0	1	1	0	0
B	1	0	1	0	0	1	1
C	1	0	0	0	0	0	1
D	0	0	0	1	1	1	1

7.3. Dada a matriz da Tabela 7.8, procure o cladograma mais parcimonioso, indicando o nível em que os caracteres são sinapomórficos, os casos de homoplasias e de reversões. Indique, também, o número de passos e calcule o índice de consistência.

7.4. Construa uma matriz hipotética com seis táxons e doze

Tabela 7.8. Matriz polarizada com 13 caracteres do grupo A-K. Há caracteres com dois, três ou quatro estados.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
A	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1
B	0	1	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	2
C	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	3
D	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
E	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	1	0
F	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1
G	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
H	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
I	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1
J	1	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0
K	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	2
L	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1

caracteres e construa o cladograma mais parcimonioso correspondente.

7.5. Proponha uma definição formal de "cladograma". Compare com o que foi discutido acima.

8. Análise de um grupo hipotético: os Quetzalcuilinidae

Considere os desenhos das espécies do grupo hipotético Quetzalcuilinidae da Figura 7.14. Tome cada desenho como sendo representativo da espécie.

Etapa 1. Compare os desenhos, executando um levantamento de caracteres. Liste os caracteres, descrevendo, em cada caso, as formas encontradas em cada um. Faça um matriz de caracteres não polarizada que reflita as condições encontradas em cada um.

Etapa 2. Tome as espécies *Procuilin timidus*, *Isocuilin humboldti* e *Isocuilin americanus*, da Figura 7.15, como grupos externos. Transforme a matriz não polarizada em matriz polarizada.

Etapa 3. Construa um cladograma do grupo em que os caracteres sinapomórficos estejam representados.

Etapa 4. Discuta os problemas de homoplasias e reversões surgidos na análise, justificando as decisões tomadas.

9. ANÁLISE DE UM CASO CONCRETO: VENAÇÃO ALAR DE GRUPOS BASAIS DE DIPTERA

Considere a interpretação de homologia das nervuras alares no plano básico de Diptera da Figura 7.16. A partir dela, interprete a homologia das nervuras alares dos grupos das Figuras 7.17.

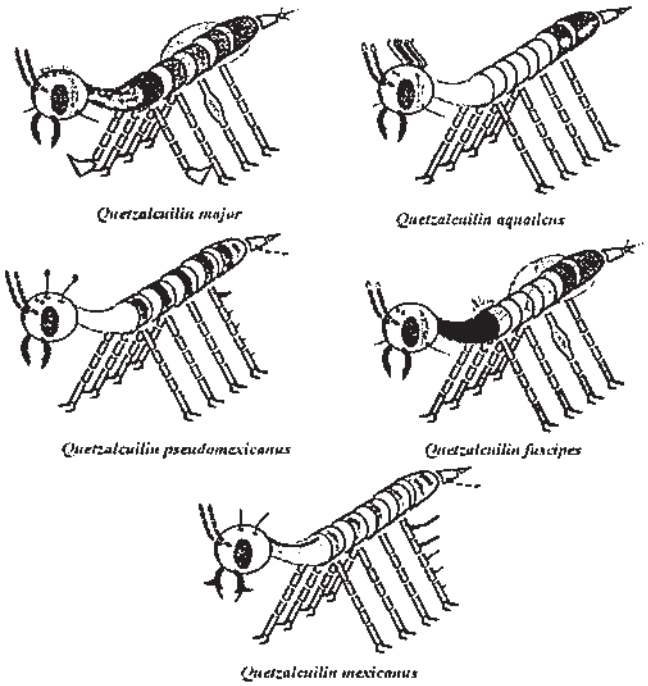


Figura 7.14. Cinco espécies do grupo hipotético "Quetzalcuilinidae", *Quetzalcuilin mexicanus*, *Quetzalcuilin aquaticus*, *Quetzalcuilin pseudomexicanus*, *Quetzalcuilin fuscipes*, *Quetzalcuilin major*. Os caracteres levantados em uma análise comparativa deverão determinar as relações filogenéticas entre as espécies. Tome cada desenho como representativo da espécie.

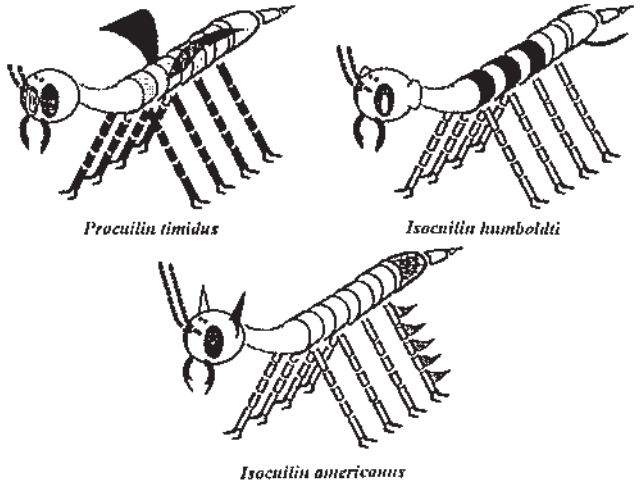


Figura 7.15. Três espécies do grupo hipotético "Quetzalculinidae" —*Procuilin timidus*, *Isocuilin humboldti* e *Isocuilin americanus*— que devem ser tomados como grupos externos ao táxon *Quetzalcuilin*, associado ao nível genérico.

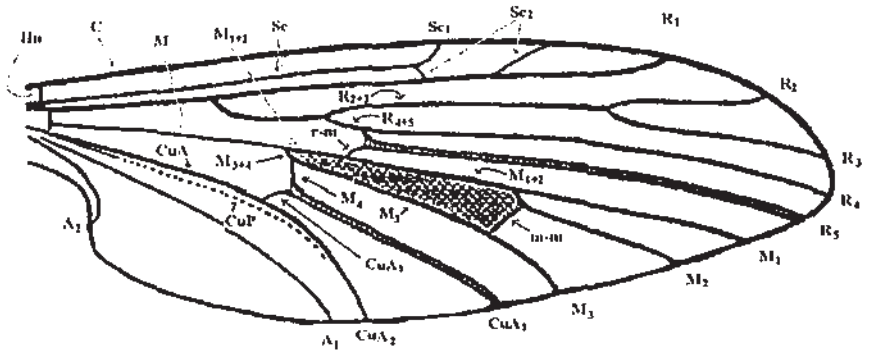


Figura 7.16. Plano-básico proposto para a asa de Diptera, com a indicação dos nomes das nervuras. A célula escura mediana é denominada "célula discal".

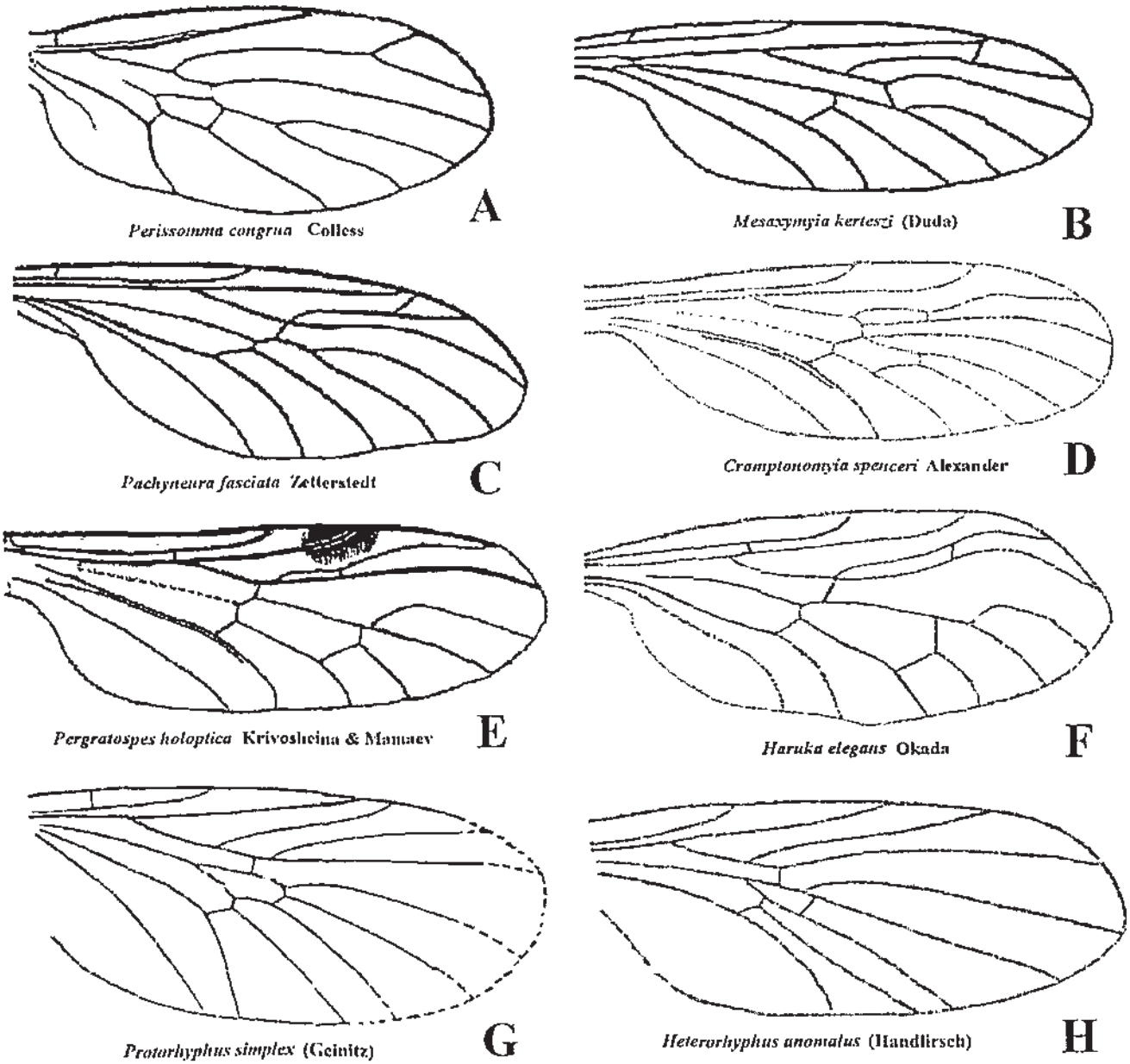


Figura 7.17. Asas de oito espécies de várias famílias pertencentes ao grupo encontrado na literatura, Bibionomorpha+Brachycera, que deve ser tomado como monofilético. A. *Perissomma congrua* Colless. B. *Mesaxymyia kerteszi* (Duda). C. *Pachyneura fasciata* Zetterstedt. D. *Cramptonomyia spenceri* Alexander. E. *Pergratospes holoptica* Krivosheina & Mamaev. F. *Haruka elegans* Okada. G. Plesion *Protorhyphus simplex* (Geinitz). H. Plesion *Heterorhyphus anomalus* (Handlirsch).

Capítulo 8
Noções básicas sobre classificações biológicas

"Novamente, não é possível quebrar um grupo natural, Aves por exemplo, colocando seus membros sob diferentes bifurcações, como é feito em algumas dicotomias publicadas, onde algumas aves são classificadas com os animais aquáticos, e outras colocadas em uma classe diferente." (Aristóteles, *Das partes dos animais*, Livro I, 2)

O SISTEMA GERAL DE REFERÊNCIA DA DIVERSIDADE BIOLÓGICA E O SISTEMA LINEANO

A existência de nomes é um pré-requisito fundamental para a comunicação. A criação de nomes de objetos, no entanto, pressupõe que haja algum conhecimento sobre os objetos que serão denominados. A criação de substantivos – nomes– está relacionada à compreensão de classes de objetos aos quais o nome se aplica, construídas com base em definições. As definições das classes são semelhanças compartilhadas entre seus elementos constitutivos. Classes podem ser reunidas elas mesmas em classes, de modo que os elementos de uma classe poderão ser também classes, no caso subordinadas a outras classes mais abrangentes. A definição desse tipo de classe, nesse caso, seria uma semelhança compartilhada não meramente por um conjunto de objetos, mas por um conjunto de classes de objetos.

Os problemas filosóficos subjacentes a sistemas gerais de classificação são complexos e este não é o espaço para tratar profundamente dessa questão. O objetivo aqui é abordar mais particularmente o problema das classificações biológicas. Mesmo os problemas mais específicos das classificações biológicas também não podem ser amplamente tratados aqui. O tratamento de aspectos teóricos das classificações está sendo feito em outra parte (veja, por exemplo, Ghiselin, 1966a,b, 1974, 1984; Griffiths, 1974a,b, 1976; Papavero & Llorente-Bousquets, 1992a, 1993a,b,c,d). Aqui serão vistos apenas alguns aspectos conceituais da construção de táxons e problemas práticos relativos à construção de classificações biológicas.

Em Sistemática, os "objetos" das classificações são organismos –indivíduos–, as classes denominam-se táxons e as definições das classes correspondem a caracteres biológicos compartilhados. Define-se como TÁXON (do grego ταξις, disposição, boa ordem, ordenação) *qualquer agrupamento de organismos biológicos, construído com base em uma definição*. Táxons são sempre classes e, assim como as classes de modo geral, conjuntos de táxons podem ser reunidos em táxons maiores, formando um sistema hierárquico.

Há, no entanto, um complicador aqui. Normalmente, as classes de objetos são abstrações, no sentido de que aquilo que correlaciona os elementos de uma classe é uma característica escolhida por quem classifica, entre as diversas características compartilhadas pelos objetos classificados. Nesse sentido, as classes são artificiais e há várias classificações alternativas possíveis para os mesmos objetos, pois há várias características que podem ser usadas alternativamente para compor um sistema de classificação. Nas classificações biológicas, no entanto, muitos dos táxons propostos na literatura existem independentemente da capacidade dos taxônomos de descobri-las, isto é, são descendentes de espécies ancestrais que existiram de fato (veja o Capítulo 9). Ou seja, essas "classes" não são abstrações criadas por taxônomos, mas são entidades biológicas reais, históricas. Isso implica que elas não podem ser "definidas", mas apenas descritas. Com isso, seria mais apropriado chamar a classificação, quando ela reflete a filogenia, de *sistematização*, pois, nesses casos, apenas descrevemos o sistema de relações de parentesco entre espécies.

A nomenclatura taxonômica formal começa com Carolus Linnaeus –ou Lineu– o grande naturalista sueco que criou um sistema de classificação para os organismos no século XVIII. O sistema de Lineu, como foi comentado acima, é completamente fundamentado na lógica de Aristóteles, fato pouco enfatizado na literatura. O trabalho central de Lineu para a Zoologia é o "Systema Naturae", publicado em inúmeras edições. A 10ª edição do "Sistema Naturae", de 1758, foi adotada oficialmente pelo Código Internacional de Nomenclatura Zoológica como a primeira publicação válida para fins de prioridade.

As classificações biológicas são, assim, um *depósito de informação*, uma fonte sintética de informação sobre a ordem que nós somos capazes de perceber na diversidade biológica. Elas fornecem nomes e uma ordenação. As classificações, como afirmou Hennig (1966), correspondem a um SISTEMA GERAL DE REFERÊNCIA sobre a diversidade biológica. Um leigo, um pesquisador não sistemata ou um especialista em um grupo percebem nas classificações biológicas uma indicação da maior ou menor proximidade. Essa informação sobre a ordem, por sua vez, lança luz sobre o grupo em foco, permitindo compreender tanto o grupo como um todo, quanto a evolução de uma característica ou um conjunto de características compartilhadas por espécies desse grupo. Em inglês, chama-se esse poder do sistema de classificações de *information retrieval*.

O que chamamos de sistema lineano de classificação

contém duas estruturas distintas que precisam ser claramente discernidas e compreendidas. Uma delas é o *sistema de táxons*; o outro é o *sistema de categorias*. O sistema de táxons corresponde ao agrupamento de espécies com base em semelhanças compartilhadas. Nomes são atribuídos a esses grupos. Isto é, nosso conhecimento sobre características compartilhadas permite visualizar uma certa ordem na natureza biológica, o que gera os agrupamentos, que recebem *nomes*. Perceba que os nomes são apenas adicionados a entidades que já haviam sido percebidas com a compreensão das semelhanças compartilhadas. O conhecimento leigo sobre a diversidade inclui um número limitado de níveis de inclusão, mas ainda assim é uma classificação. O conhecimento especializado, com uma quantidade enorme de informação sobre a diversidade biológica, inclui um número muito maior de níveis de generalidade em todos os grupos. Assim, por exemplo, os dípteros (moscas e mosquitos) são considerados "insetos" no conhecimento leigo ou, quando muito "insetos alados." Nas classificações científicas, no entanto, eles pertencem aos Hexapoda e, dentro desse, a vários outros grupos em diversos níveis: Insecta, Pterygota, Neoptera, Holometabola, Mecopteroidea, Antliophora etc. Esses agrupamentos não são reconhecidos e, portanto, contemplados com nomes na linguagem natural, ainda que alguns deles às vezes são reconhecidos ("os insetos com asa" ou "os insetos com larva").

A outra parte das classificações lineanas, distinta da hierarquia de táxons, é o sistema de categorias. Para entender o sistema de categorias, é necessário compreender os conceitos aristotélicos de *genus* (do grego, γενος, origem, tribo, descendência, gênero) e *eidos* (do grego, ειδος, aspecto exterior, forma, classe, modo de ser). Esses termos indicam, *em um sentido lógico*, posições em uma hierarquia: um nível mais geral, que inclui vários elementos, é um *genus* (plural, *genera*), enquanto que um nível mais restrito, incluído em um nível maior, é um *eidos*. Esses são conceitos relativos e o que é um *genus* em um nível pode ser um *eidos* em outro. Um exemplo simples seriam os *cães*, que, em relação às raças de cães, seriam um *genus*, mas que em relação aos demais carnívoros correspondem a um *eidos*. As categorias, portanto, são um *meio adicional* de indicar se um grupo está mais para cima ou mais para baixo na hierarquia de táxons –se ele é um *genus* de nível mais alto ou mais baixo.

O sistema lineano original continha outros elementos do sistema lógico aristotélicos que não serão discutidos aqui, como a questão das essências e a diérese lógica, com diferenças simétricas entre os *eidoi* (plural de *eidos*) de um *genus* (veja Papavero & Abe, 1992).

A classificação lineana original corresponde, assim, a uma associação entre esses dois elementos diferentes, um sistema de categorias e um sistema de táxons. Cada *categoria* correspondia a um "degrau", em um sistema com diferentes níveis de inclusão, em que o nível maior inclui, em um sentido lógico, os níveis menores. O sistema de Lineu continha apenas cinco categorias (veja Papavero & Abe, 1992):

(1) as classes cujos elementos são organismos e, assim, são classes que não são *genera* de nenhum *eidos*;
(2) as classes que são *genera*, mas cujos *eidoi* não são *genera* (o *genus proximum*);
(3) as classes que são *eidoi* de um *genus* que, por sua vez, também é um *eidos* de um *genus*;
(4) as classes que são *genera* e que são *eidoi* de um *genus* que não é o *eidos* de nenhum *genus*; e
(5) as classes que são *genera*, mas que não são *eidoi* de nenhum *genus* –o Gênero Supremo.

A essas classes, e classes de classes, Lineu denominou, respectivamente, *Species*, *Genus*, *Ordo*, *Classis* e *Regnum* –Espécie, Gênero, Ordem, Classe e Reino (Figura 8.1). *Note que cada uma das cinco categorias corresponde, em si, a uma classe: a classe do conjunto de táxons que possui o mesmo tipo de relação de inclusão com os demais táxons.* "Espécie", por exemplo, é o nome de uma categoria, mas que, em si, é uma classe: a classe de táxons que são *eidoi* de algum *genus*, mas que não são *genera* de nenhum *eidos*.

Lineu, portanto, com o conjunto de unidades ao nível de "Espécies" que descreveu ao longo de sua vida, ordenou-as em "Gêneros," estes em "Ordens," estas em "Classes" e estas em "Reinos". No Systema Naturae foram aceitos três Reinos –Mineral, Vegetal e Animal. Isto é uma medida do rigor de Lineu dentro da filosofia de Aristóteles: o conceito de essência aplicava-se igualmente a plantas, animais e pedras. Assim, o sentido das categorias de Lineu era muito preciso de um ponto de vista lógico e ontológico.

A lógica do sistema lineano de categorias foi afetada antes mesmo da mudança da ontologia do sistema, de essencialista-criacionista para evolucionista. Antes do advento da teoria da evolução, o aumento do conhecimento sobre a diversidade de organismos levou à descoberta de um número muito grande de níveis de relações de inclusão entre táxons. Começaram, então, a ser necessárias novas categorias intermediárias –família, classe, tribo, divisão e suas subdivisões em "super-", "sub-", "infra-" etc.– para indicar esses níveis no sistema. Isso, no entanto, modificou o sentido original das categorias no sistema lineano, sem introduzir, efetivamente, uma nova concepção lógica para o uso dessas categorias. Essas inovações permitiram, certamente, criar um sistema mais complexo, com um maior número de níveis de subordinação (e, de certa maneira, com maior quantidade de informação), mas o significado original das *categorias* taxonômicas desapareceu.

É necessário compreender, portanto, que a estrutura das classificações contém esses dois componentes independentes do sistema. Há uma hierarquia de táxons (que, tecnicamente, é um sistema parcialmente ordenado) e uma hierarquia de categorias (um sistema completamente ordenado) e essas duas hierarquias são justapostas. Para cada táxon da classificação, deve haver uma *categoria associada*. Como o sistema de categorias e de táxons são independentes, é possível fazer com que o sistema de táxons "escorregue" sobre o sistema de categorias, sem alterar sua estrutura. Na Figura 8.2, por exemplo, para exatamente a mesma hierarquia de táxons são apresentados dois sistemas diferentes de categorias. Note que a mudança nas categorias associadas não provocou nenhum tipo de mudança na estrutura da

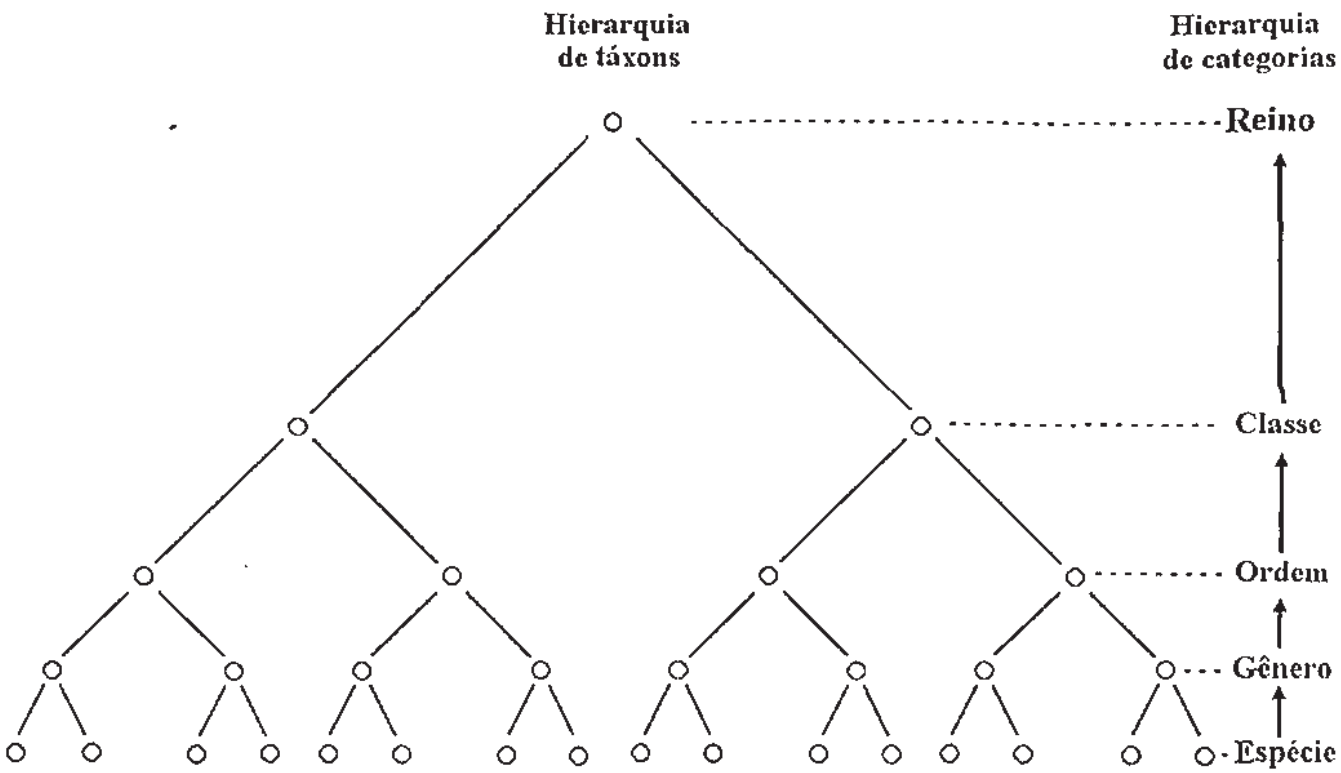


Figura 8.1. Diagrama exibindo a relação de um sistema parcialmente ordenados, como a hierarquia de táxons, com um sistema totalmente ordenado, como a hierarquia de categorias. Uma categoria taxonômica pode ser compreendida como uma classe dos elementos de um sistema parcialmente ordenado que ocupam um mesmo nível. O sistema lineano original tinha apenas cinco categorias (veja o texto para as definições de Linnaeus das cinco categorias).

hierarquia de táxons. Por outro lado, pode-se desfazer um arranjo taxonômico –uma relação de subordinação na hierarquia de táxons– que exige uma mudança apenas parcial na hierarquia de categorias associadas (Figura 8.3). Ou seja, a hierarquia de táxons e a hierarquia de categorias são sistemas independentes justapostos.

Na década de 1980, discussões mais inflamadas entre as diferentes escolas de Sistemática foram centradas na normatização da criação de *táxons* para a classificação. Ou seja, em como construir a hierarquia de táxons. De modo geral, no entanto, tem havido poucas recomendações em cada escola sobre como aplicar coerentemente o sistema de *categorias* à hierarquia de táxons. Exceto dentro do sistema lineano original, com apenas aquelas cinco categorias, *a associação entre táxons e categorias é completamente arbitrária*, exceto pela obrigatoriedade de que táxons associados a uma categoria mais abrangente incluam apenas táxons de categoria menos abrangente. Nada impediria, por exemplo, que se utilizasse a categoria "Reino" para um táxon que inclui apenas *Homo sapiens*. Conseqüentemente, a aceitação ou rejeição de uma associação particular de uma categoria a um táxon é resultado do jogo de pressões da tradição e da relação de força entre os opositores na literatura. Mesmo na Sistemática Filogenética, há opiniões diferentes sobre como utilizar as categorias (veja seqüenciação e subordinação, no Capítulo 9); o uso das categorias, pelo menos para alguns táxons, apenas segue a tradição. Desse modo, o *sistema de categorias lineanas*, modificado pelas adições posteriores de novas categorias, permanece atualmente como um sistema artificial, sem base ontológica clara e sem critério fixo de aplicação (Griffiths, 1976).

A contribuição de Lineu para a Biologia é extraordinária. Infelizmente, o uso impróprio que ele fez de nomes para as categorias provocou ambigüidades que geraram e ainda geram confusão. Ainda que a linguagem natural seja cheia de usos equívocos, os nomes para as categorias propostos por Lineu são inadequados. Um deles é o uso do termo *genus*, que tem um significado próprio em lógica. Como vimos, *todos* os níveis de classificações que incluem *eidoi* são gêneros lógicos. Um reino ou classe também são gêneros lógicos. Assim, o uso do termo GÊNERO para uma categoria taxonômica particular é impróprio. Do mesmo modo, CLASSE como nome de uma categoria biológica também é inadequado, uma vez que qualquer agrupamento é uma classe.

O uso do termo ESPÉCIE, no entanto, talvez seja o que gerou maior ambigüidade. "Espécie" passou a representar o nível basal na *hierarquia de categorias* (e lembremo-nos que categorias têm um significado puramente *lógico* dentro do sistema lineano!), sendo que os táxons nesse nível devem receber binômios (veja abaixo). Ao mesmo tempo, "espécie" representa uma *entidade com existência biológica*. Mesmo dentro de uma concepção platonista, "espécie", nesse sentido, é visto como algo que existe ontologicamente: o conjunto de indivíduos que correspondem a cópias imperfeitas do mesmo *tipo ideal* que existiria em um universo ideal,

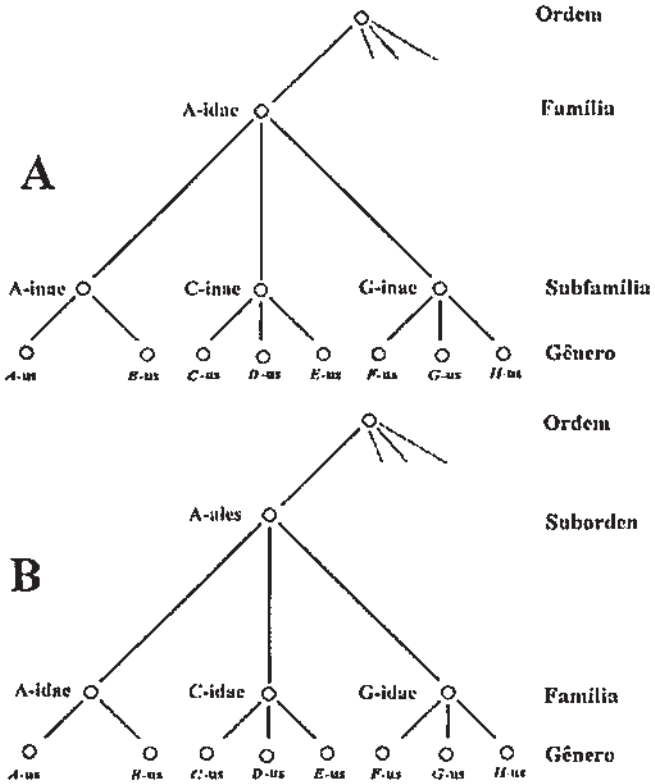


Figura 8.2. Comparação entre duas propostas distintas de associação de categorias *à mesma hierarquia de táxons*. A classificação mais antiga de um grupo colocado ao nível de ordem contava com uma família com três subfamílias e oito gêneros (A). A nova classificação para o grupo transfere o táxon ao nível de família para a categoria de subordem e as subfamílias para família (B). As duas hierarquias de táxons são absolutamente idênticas: os táxons terminais são os mesmos e as relações de subordinação são as mesmas. A aparência final das duas classificações diferencia-se apenas nas categorias associadas. Ou seja, é possível fazer alterações no sistema de categorias associadas sem nenhuma alteração no sistema de táxons.

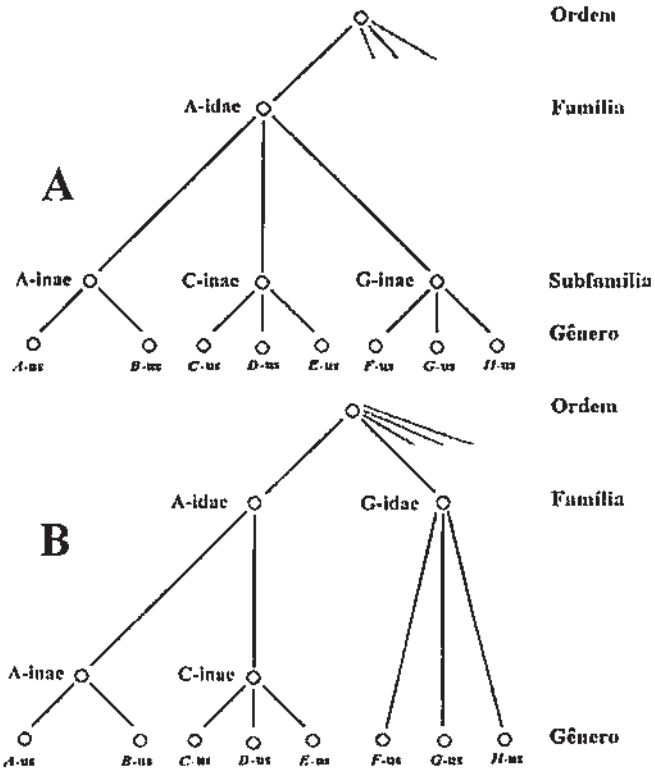


Figura 8.3. Comparação entre duas propostas de associação de categorias *a hierarquias de táxons ligeiramente diferentes* dentro de um mesmo táxon maior. Em uma delas (A), o táxon que inclui os táxons ao nível de gênero *F-us*, *G-us* e *H-us* está colocado no nível de subfamília. Na outra (B), esse táxon está colocado na categoria de família, sendo que os demais táxons ao nível da subfamília mantém seu nível hierárquico. Neste caso, houve *uma alteração de relação de inclusão na hierarquia de táxons* (G-inae, que era parte de A-idae, foi excluído de A-idae) que implica na *alteração da categoria associada para esse táxon*.

atemporal.

Essa diferença entre "espécie" como nível de um sistema de categorias e "espécie" como um sistema biológico já seria crítica dentro de uma ontologia tipológico-criacionista. Ela tem implicações, no entanto, muito mais graves em uma ontologia evolucionista, quando "espécie" passou a ser encarada como uma unidade histórica. Nesse novo contexto, o termo "espécie" é empregado tanto para a entidade que se relaciona historicamente com as demais espécies (i.é, um táxon), quanto para a categoria de nível mais inferior do sistema, que demanda um binômio.

Essas duas aplicações do termo "espécie" são muito diferentes uma da outra. Essa diferença raramente é discernida até mesmo por sistematas e evolucionistas, resultando em equívocos graves e discussões inúteis. Não haveria problema algum (e na prática é assim que funciona), por exemplo, em admitir que "Espécie" é apenas um nível hierárquico do sistema de categorias, sem qualquer implicação ontológica e que os táxons nesse nível devessem receber binômios, tal qual ocorre hoje em dia. Às entidades que evoluem, seria reservado um outro termo e que pode ou não corresponder a esse nível hierárquico[1]. Ou seja, um táxon pode estar associado à *categoria* específica, receber um binômio, mas corresponder a um *conjunto* de unidades evolutivas –"espécies" no sentido biológico. Que confusão!

Retomemos a questão dos táxons. *Táxons* nos vários níveis hierárquicos do sistema de classificação recebem nomes. Esses nomes são sempre latinos ou nomes latinizados. Lineu convencionou que deveriam ser fornecidos *binômios* latinos aos *táxons* do nível mais basal na hierarquia de categorias. A idéia do uso de binômios é de imensa valia. Seria impossível nomear milhões de espécies uninominalmente com o vocabulário disponível em latim ou em outra língua qualquer. O binômio, assim, exige apenas um nome genérico que não se repete (ao menos dentro de cada grande agrupamento, Zoologia, Botânica e Microbiologia) e um complemento que pode ser o mesmo dentro de diferentes gêneros.

O binômio do táxon específico tem duas partes distintas: a primeira é o "nome genérico" e o segundo, o "nome específico". O nome genérico do binome (ou seja, o prenome, às vezes compartilhado com outras espécies) *coincide* com o nome do táxon mais abrangente associado à categoria "Gênero". Assim, não confunda o prenome de uma

espécie com o nome do gênero correspondente –por exemplo, *Musca domestica* é um binômio indissociável, em que *Musca* é apenas um prenome, que coincide com o nome genérico, *Musca*. O nome específico é um complemento do nome genérico, próprio de uma espécie. Às vezes, encontram-se na literatura referências a espécies utilizando-se apenas o nome específico à guisa de evitar repetição, mas esse uso é impróprio, uma vez que o nome das espécies são *sempre* binômios.

Papavero & Llorente-Bousquets (1992b) propõem uma solução que pode resolver essa controvérsia. Em primeiro lugar, o termo "espécie" seria usado apenas para designar o nível mais baixo na hierarquia de categorias e, como convencionado por Lineu, receberia um binômio latino, seguindo os Códigos de Nomenclatura. As entidades biológicas (históricas), quando podem ser devidamente identificadas, seriam denominadas *eidoforontes* e corresponderiam ao nível de universalidade acima de "populações". Às vezes, um eidoforonte poderia corresponder a um táxon da categoria taxonômica da espécie –o que seria o caso talvez da maior parte dos casos conhecidos. Entretanto, em algumas situações, será possível encontrar um grupo de eidoforontes incluídos em um único táxon monofilético que recebe um binômio específico. Desaparecem, assim, os conflitos intermináveis entre os conceitos de "espécie", "subespécie", "super-espécie" e "população", como conceitos biológicos, e "espécie" como nível da hierarquia lineana que *exige* um binome latino.

Recomenda-se, para noções gerais de taxonomia, ver *Fundamentos Práticos de Taxonomia Zoológica*, (Papavero, 1994).

AS ESCOLAS TAXONÔMICAS: PRINCÍPIOS GERAIS

A questão das bases lógicas e filosóficas de cada escola de Sistemática é complexa e, em muitos casos, não é bem compreendida por alguns adeptos da escola, que dominam a técnica e não sua fundamentação. Alguns exemplos de discussão das questões subjacentes às classificações estão em Hull (1965, 1966), Griffiths (1974a,b, 1976) e Papavero & Llorente-Bousquets (1993a-f). As bases das várias escolas sistemáticas estão sendo consideradas por Papavero & Llorente-Bousquets (1993g, 1994a-c, 1995, 1996a-b). Elas serão consideradas aqui apenas resumidamente, dentro de uma perspectiva da sistemática filogenética.

Não é muito fácil sintetizar a diversidade de escolas de sistemática, mas pode-se considerar pelo menos cinco linhas principais: essencialista, catalogatória, fenética, gradista e filogenética. Nelas é possível encontrar visões diferentes para o significado dos táxons e dos métodos de construí-los. Abaixo segue uma discussão preliminar desses aspectos nessas escolas.

A Escola Lineana

A escola lineana original fundamenta-se na lógica aristotélica e na visão de mundo de Aristóteles, ou seja, em sua ontologia essencialista: existem essências e essas essências podem ou não ser compartilhadas por duas ou mais espécies. Assim, reunir espécies em táxons, em uma abordagem lineana, significa indicar a existência de uma essência compartilhada entre elas. Contudo, mesmo rejeitando uma ontologia essencialista, pode-se manter o método de reunir táxons com base em semelhanças compartilhadas, na verdade um método intuitivo de comparação de semelhanças. Hoje em dia, talvez a maioria dos sistematas ainda praticam sistemática utilizando essa lógica, sem qualquer noção clara dos aspectos ontológicos envolvidos.

A Escola "Catalogatória"

Essa não é propriamente uma escola, mas uma prática descompromissada de determinados sistematas. Muitos taxônomos não têm formação evolutiva ou interesse particular no conhecimento da evolução biológica e assumem que o trabalho do sistemata –supostamente o melhor conhecedor de um determinado grupo de organismos– é simplesmente o de propor sistemas de classificação que sejam úteis. O sistema de classificação, conseqüentemente, não passaria de um catálogo de espécies, sem conexão obrigatória com os processos que geram a diversidade de organismos e de suas características. Não há discussão da questão ontológica subjacente, uma vez que a prática sistemática, desse ponto de vista, não é considerada atividade científica, mas uma mera ferramenta operacional. Criar táxons, conhecendo um grupo, é não mais que reunir espécies semelhantes e separar espécies distintas por decisões assumidamente arbitrárias. Há de se observar que seria uma postura honesta, ainda que o resultado muitas vezes seja deficiente. Se se pretende, diversamente, que a classificação tenha alguma relação com o processo evolutivo e com seus padrões, há de se rejeitar essa prática taxonômica.

A Taxonomia Numérica

A Taxonomia Numérica, muitas vezes referida como "Escola Fenética", surgiu, como escola taxonômica, junto com os primeiros computadores eletrônicos disponíveis nos Estados Unidos para pesquisa no final da década de 1950. O trabalho de Michener & Sokal (1957) efetivamente inaugura essa abordagem. No início da década de 1960, surge o livro de Sokal & Sneath (1963), com as bases conceituais da escola. Operações numéricas extensas, que não podiam ser executadas manualmente até o final da década de 50, passaram a ser viáveis com as novas calculadoras e computadores de cartão perfurado. Análises numéricas de semelhanças médias para um conjunto grande de caracteres e de espécies passaram a ser possíveis. A proposição dessa abordagem para a Sistemática foi influenciada por fatores diferentes:

(1) a dificuldade em lidar com os padrões aparentemente incongruentes da evolução, encontrando explicações convincentes para esses padrões (em uma época em que os trabalhos de Hennig ainda eram praticamente desconhecidos;

(2) o subjetivismo das decisões dos sistematas tradicionais, que criavam ou desfaziam táxons com base em um ou poucos caracteres e sem critérios definidos; e

(3) pelo interesse em desenvolver um sistema operacional "ágil" para atividades de identificação taxonômica, aproveitando os recursos computacionais disponíveis.

Os métodos fenéticos dão tratamento numérico a matrizes de dados, produzindo diagramas ramificados –fenogramas– em que *a reunião ou separação de táxons se faz com base na semelhança média dos caracteres apresentados na matriz de dados*. Supostamente, quanto maior o número de caracteres de um grupo inseridos em uma matriz, maior a estabilidade do sistema, uma vez que se aproximaria cada vez mais do "número total de caracteres".

Um dos argumentos utilizados pela escola fenética para tentar demonstrar a superioridade de seu sistema (também usado pela escola gradista) é que a quantidade de informação utilizada para construir o sistema (em princípio, a informação *introduzida* no sistema) era maior que das outras escolas. A questão da quantidade de informação no sistema passou, assim, a fazer parte do debate entre as escolas de sistemática. A crítica feita pelos filogeneticistas a esse argumento é que não importa quanta informação se utiliza para construir um sistema (a classificação), senão quanta informação alguém pode tirar dela.

A fragilidade maior da sistemática fenética é ontológica, ao menos aos olhos de quem se interessa por evolução. Do mesmo modo que na sistemática tradicional, um táxon construído feneticamente expressa apenas que o conjunto de espécies reunidas tem uma *semelhança média maior entre si que qualquer uma delas em relação a outras que não pertençam ao grupo*. Como vimos acima, as semelhanças entre espécies podem ser devido a características plesiomórficas, apomórficas ou homoplásticas. Analisando uma classificação fenética, no entanto, não é possível determinar *a priori* que tipo de semelhança (evolutivamente falando) existe entre os grupos, ou seja, que tipo de agrupamentos são formados do ponto de vista do parentesco. O fenograma informa apenas que "há uma maior semelhança entre eles". O resultado da análise fenética é a produção de classes essencialistas, abstratas, descompromissadas de significado biológico e histórico.

Aparentemente, as limitações do tipo de relações que os fenogramas expressam e os debates sobre o método hennigiano de análise filogenética nos quinze anos após a publicação do "Phylogenetic Systematics" influenciaram o desenvolvimento ulterior da Sistemática Fenética. Em 1984, Sokal publicou uma série de artigos em que tentava demonstrar que alguns dos métodos numéricos fenéticos seriam *os mais confiáveis para a obtenção de filogenias*. Isso decretou o falecimento da escola fenética em seu sentido puramente operacional. O foco de atenção da escola "fenética" passou a estar na tentativa de desenvolver métodos filogenéticos numéricos (estejamos ou não de acordo com eles) alternativos à parcimônia, e não mais em uma sistemática puramente numérica, divorciada de problemas evolutivos, como ocorreu no início da década de 60.

Apesar da mudança de postura dos fundadores da sistemática fenética em relação a pontos fundamentais, muitos taxônomos continuaram a operar algoritmos numéricos com objetivos fenéticos. Isso talvez se deva, na maioria dos casos, à falta de compreensão por parte de muitos desses taxônomos das questões teóricas subjacentes; em outros, mesmo, por convicção sobre as supostas vantagens dos princípios operacionais dessa escola. Alguns autores mantiveram o método fenético "somente para o nível de espécie", como se os problemas ontológicos nesse nível fossem diferentes dos demais. Finalmente, em alguns casos, passou-se a usar vários programas numéricos –fenéticos e filogenéticos– para o mesmo conjunto de dados, comparando diretamente os resultados, sem se aperceber de que eles são intrinsecamente incomparáveis.

A Sistemática Gradista

As críticas à escola gradista –às vezes chamada, talvez indevidamente, de escola evolucionista–são de outra espécie. Os gradistas têm a intenção declarada de trabalhar com o conhecimento sobre a história filogenética e, exceto por alguns aspectos, o método filogenético é aceito como tecnicamente correto (veja Mayr, 1974). Contudo, os gradistas, de modo geral, não crêem que a classificação deva ser um reflexo inequívoco das relações filogenéticas entre os táxons (Darlington, 1970; Mayr, 1974; Ashlock, 1974). A classificação deveria, no entender dos defensores dessa escola, incluir informação outra que exclusivamente as relações de parentesco, contendo uma visão mais genérica da história evolutiva de um grupo.

O conceito subjacente mais importante nessa escola é o de *grau evolutivo* ou GRADO (em inglês, *grade*). Dado um grupo qualquer, sua evolução sempre começa com um conjunto de características "adaptativas" (ou características ligadas à interação com o ambiente). Muitas das espécies atuais descendentes da espécie ancestral desse grupo mantêm essas características iniciais de hábitat, nicho, comportamento, alimentação, reprodução. Ao longo da evolução do grupo, no entanto, muitas vezes ocorre a mudança dessas características autoecológicas. Com isso, entre os descendentes de uma espécie ancestral, um ou mais subgrupos diferenciam-se em características ligadas ao ambiente em que vivem, alcançando um novo *grau evolutivo*. O exemplo clássico é o da evolução dos vertebrados, que partem do grado de grupos aquáticos (Pisces); no nível dos Tetrapoda, passam ao grado de grupos terrestres com alguma dependência da água (Amphibia); a partir dessa condição, surgem os grupos terrestres amniotos de sangue frio (Reptilia), a partir do qual surgem os organismos voadores de sangue quente (Aves) e, independentemente, os organismos de sangue quente com pêlos e outras características "adaptativas" (Mammalia). Um outro exemplo são os artrópodes, que também partem da condição aquática, passando várias vezes à condição terrestre, numa delas, em Pterygota, alcançando o grado de organismos voadores. Essa percepção de quais seriam os grados na evolução dos grupos, portanto, forma o critério de ordem para construir a hierarquia de táxons nas classificações gradistas.

Dentro de um grupo maior, assim, pode-se destacar, de um grado inicial, um subgrupo que contém um conjunto de caracteres "adaptativos" apomórficos, reunindo-se as demais espécies, que não contém esses caracteres, em um

outro grado. Nesse caso, a classificação conteria dois grados apenas. Em outros casos, dentre as espécies do grado apomórfico, há uma condição ainda mais derivada, de modo que se formariam três grados, dois ou mais fundamentados em plesiomorfias e um único baseado em apomorfias. O resultado é que as classificações gradistas são cheias de grupos parafiléticos.

O exemplo clássico é a classificação dos Vertebrata. A condição "vida aquática" é sabidamente plesiomórfica: uma parte dos grupos com hábitat aquático –os Dipnoi– forma um grupo monofilético com o grupo que desenvolveu a condição "vida terrestre", de maneira que o conjunto das espécies que compartilha a condição "vida aquática" –Pisces– é merofilético. O conjunto dos vertebrados terrestres, no entanto, não forma um único grado. Em princípio, os anfíbios e "répteis" poderiam ser reunidos em um mesmo grado "vida terrestre e sangue frio", separando-se as Aves e os Mammalia cada um em um grado próprio, com base em suas características apomórficas próprias. Do ponto de vista das relações de parentesco, no entanto, dentro de "répteis", os crocodilos e jacarés são filogeneticamente mais próximos das aves que de lagartos, serpentes e quelônios, de maneira que Reptilia também não corresponde a um grupo monofilético.

Há duas discussões diferentes envolvendo a questão dos grados evolutivos. Uma delas é sobre a natureza dos grados e a outra sobre a eventual relação entre grados e classificações. Alguns autores acham que os grados são meras abstrações. "Encontrar" grados corresponderia, nesse caso, a compor um ou mais agrupamentos com base em características ligadas à interação com o ambiente, as quais, com freqüência, correspondem a condições plesiomórficas. Assim, grados corresponderiam a "estágios" de determinadas séries de transformação na evolução de um grupo. Para isso, é necessário *estabelecer que a história de determinadas características é mais importante que as outras*. Como a eleição de caracteres e estados importantes é bastante arbitrária, não há um único sistema possível de grados para um mesmo grupo maior, de maneira que, em uma disputa *entre gradistas*, acabará sendo levada em conta tradição e força política dos proponentes, não necessário critérios lógicos ou biológicos.

Da mesma maneira que se pode utilizar, para os vertebrados, os grados "vida aquática" / "vida terrestre com sangue frio" / "ambiente aéreo e sangue quente" / "vida terrestre com amamentação e sangue quente" (ou outra definição qualquer para os mesmos agrupamentos), poder-se-ia utilizar outros sistemas completamente distintos. "Presença de vértebras e ausência de bexiga natatória" poderia ser um primeiro grado, do qual surgiria o grado de "vida aquática ou terrestre, com bexiga natatória ou pulmão, mas sem âmnion", do qual surgiria, por sua vez, o grado "com âmnion". Essa classificação incluiria no primeiro grado, os Agnatha e os Chondrichthyes, no segundo os Actinopterygii, Dipnoi e Amphibia e, no terceiro, os Amniota. Essa classificação seria igualmente legítima e fundamentada em certos grados.

Há dezenas de outras combinações possíveis, ou centenas, se incluímos grupos menores dos vertebrados, que podem gerar grados evolutivos (veja o Quadro 3.3). O que se consideram "características adaptativas importantes para permitir uma radiação" parece ser uma questão de opinião. A existência de conflitos entre gradistas com posições antagônicas sobre a estrutura de grados para os mesmos grupos é uma demonstração desse problema. Desse modo, a possibilidade de visualizar diferentes sistemas de grados para um mesmo grupo ao menos levanta a suspeita sobre a natureza dessas supostas entidades evolutivas.

Questão diferente dessa é a do sistema de classificação. Para se construir uma classificação gradista, atribui-se a mesma categoria taxonômica ao conjunto de grados mais importantes em um determinado grupo maior. Assim, "Pisces", Amphibia, "Reptilia", Aves e Mammalia recebem a categoria "Classe", uma vez que teriam o mesmo *status* como grados dentro da evolução dos Vertebrata. Em Insecta, por exemplo, os grupos (primitivamente) sem asa são colocados em um grado separado dos insetos alados – Apterygota e Pterygota– e atribui-se-lhes a categoria "Subclasse". Logo, dentro de um mesmo táxon maior, os táxons subordinados de mesma categoria são considerados grados igualmente importantes na evolução "principal" de um grupo (o que, independentemente de outras discordâncias, poderia fornecer algum significado às categorias). Além disso, a sistemática gradista assumidamente aceita táxons merofiléticos parafiléticos em suas classificações (chamados táxons monofiléticos não holofiléticos; veja Ashlock, 1974).

O debate sobre os princípios sistemáticos na década de 60 acabou por forçar uma melhor caracterização das várias escolas sistemáticas, que antes tinham princípios às vezes pouco claros ou posições indefinidas em relação a vários aspectos. A sistemática gradista como executada por Simpson (1961), por exemplo, antes do desenvolvimento da sistemática filogenética, lidava apenas com filogenias construídas sem um método definido. Se é esse o caso, os próprios grados eram construídos apenas com base em semelhanças entre grupos, sem determinar que tipo de semelhanças eram compartilhadas (apomórficas, plesiomórficas ou homoplásticas) e sem poder determinar precisamente as relações de parentesco entre os grupos envolvidos.

Um outro aspecto é que a discussão das classificações gradistas –com a aceitação da inclusão de grupos merofiléticos na classificação para expressar grados evolutivos de um grupo– retoma a questão da diferença entre a informação incluída nos sistemas de classificação e a diferença na informação que é possível delas extrair. Ao tomarmos a classificação de um grupo qualquer produzida por um sistemata gradista, sabemos que os táxons propostos correspondem a grados. Contudo, a informação de que um grupo taxonômico corresponde a um grado indica apenas que existe alguma característica ou um conjunto de características autoecológicas comuns. Não nos informa, porém, se essas características compartilhadas são plesiomórficas ou apomórficas e se os grados são ou não monofiléticos. Tampouco há informação, apenas tendo a classificação em mãos, sobre que grados correspondem a grupos merofiléticos ou monofiléticos.

Alguns casos podem ser citados como exemplos típicos

dessa dificuldade das classificações gradistas. Os "peixes" pulmonados, por exemplo, são chamados *peixes* porque não têm todas as características apomórficas dos grados dos Tetrapoda, entre elas os membros anteriores bem desenvolvidos para serem utilizados no deslocamento em ambiente terrestre. Contudo, os Dipnoi sabidamente compõem um grupo monofilético com os Tetrapoda, compartilhando várias características apomórficas com esse grupo, entre elas a capacidade de utilizar, ao menos em certa extensão, a bexiga natatória como órgão respiratório e a presença de nadadeiras peitorais com sua estrutura óssea modificada. Essas características apomórficas dos Dipnoi certamente estão associadas a outras mudanças enzimáticas e fisiológicas. Assim, um bioquímico que estude o grupo também deve encontrar características compartilhadas entre os "peixes" pulmonados e espécies de anfíbios e répteis, mas que não estão presentes nos demais "peixes", resultando em confusão na interpretação dos dados.

Um outro exemplo são as características compartilhadas entre os Crocodilia e as Aves. Depois que as relações filogenéticas entre os Amniota começaram a ser melhor compreendidas, percebeu-se que características de estrutura óssea, formato dos pulmões e outras características bioquímicas compartilhadas entre as aves e os crocodilos e jacarés correspondiam a sinapomorfias e que (Crocodilia + Aves) formam um grupo monofilético dentro de Amniota. Assim, as "adaptações" dos crocodilianos à vida aquática (com grande capacidade de flutuação) e das aves à vida aérea (com baixa densidade corporal) não são aquisições independentes em grados distintos, mas características surgidas em um ancestral comum exclusivo deles. Ao longo da evolução posterior do grupo Aves+Crocodilia, cada um dos grupos desenvolveu outras características apomórficas próprias, relacionadas com seus hábitats etc. O grado "Reptilia", no entanto, obscurece a compreensão das relações entre Crocodilia e Aves.

O fato de que a evolução dos vertebrados é bem conhecida cria a ilusão de que é possível retirar informação precisa de uma classificação gradista. Parece ser possível compreender como foi a evolução de caracteres compartilhados por uma parte de "Pisces" (os pulmonados) e pelos Tetrapoda. Isso ocorre apenas porque já temos em mente a filogenia do grupo, não porque essa informação esteja na classificação. No entanto, as centenas de milhares de agrupamentos taxonômicos que compõem a classificação de todos os grupos não são bem conhecidas. Com isso, as incongruências encontradas entre a distribuição de caracteres e os grados que compõem as classificações gradistas não serão compreendidas sem o apoio de filogenias, resultando em incongruências aparentes para os usuários das classificações. A solução dessas dúvidas quanto à distribuição de caracteres sempre é a informação filogenética. Logo, seria muito mais proveitoso se a filogenia fosse, desde o início, a guia-mestra na criação de táxons nas classificações.

É necessário observar também que a aceitação da inclusão de grados, de modo geral, nas classificações requeria um volume razoável de informação sobre a biologia das espécies, incluindo dados de hábitat, comportamento, reprodução, alimentação etc. para a delimitação de grupos particulares. No entanto, existe informação bastante limitada sobre a grande maioria das quase 2.000.000 de espécies descritas. Desse modo, o trabalho do taxônomo gradista para a maioria dos grupos seria apenas a manipulação de informação sobre morfologia para compor grados (isto é, táxons) tradicionais. Isto é, a prática da classificação gradista, pelo menos nos níveis inferiores da classificação, apesar do discurso, seria executada de modo idêntico à sistemática tradicional.

OS PRINCÍPIOS GERAIS DAS CLASSIFICAÇÕES FILOGENÉTICAS

Uma contribuição extremamente importante de Willi Hennig foi o desenvolvimento do método de reconstrução das relações de parentesco entre espécies e grupos de espécies, descrito em capítulos anteriores. Contudo, sua contribuição para a estrutura das classificações biológicas não pode ser considerada menos fundamental. Como vimos acima, as escolas de Sistemática têm propostas diferentes sobre como produzir classificações biológicas. Disso resultam classificações diferentes dos mesmos grupos de organismos, tanto na hierarquia de táxons como na hierarquia de categorias. O centro da proposta de Hennig é que *as classificações biológicas devem ser um reflexo inequívoco do conhecimento atual sobre as relações de parentesco entre os táxons*. Isto é, todos os táxons da classificação devem ser monofiléticos e todas as informações entre grupos-irmãos devem estar expressas. Como só existe uma filogenia verdadeira para a diversidade biológica, só haveria uma classificação possível (ainda que possa haver discordância entre várias hipóteses). Desse modo, o leitor que tiver uma classificação filogenética em mãos também tem em mãos a filogenia proposta para o grupo.

A discussão de Hennig (1966) para justificar seu sistema de classificação é longa e detalhada. A criação de classificações corresponde à criação de sistemas de classes e à atribuição de nomes às classes. As classificações fazem parte do universo cognitivo. Hennig deixa claro que todas as maneiras possíveis de construir classificações biológicas são igualmente válidas e legítimas. Por outro lado, a existência de propostas antagônicas de classificação é extremamente improdutivo, de maneira que se deve adotar uma única classificação que possa servir como *sistema geral de referência*. Essa deve ser a classificação *mais útil* para os propósitos inicialmente delineados. As classificações filogenéticas têm esse perfil. Quando se toma *uma única característica* ou um conjunto particular de características como base para erigir uma classificação, constróem-se táxons que podem não refletir (e normalmente não refletem) a evolução dos demais caracteres. Ou seja, não é possível compreender a evolução de todos os caracteres através da evolução de um caráter em particular. Por outro lado, uma vez que os caracteres se originam dentro da filogênese (ou seja, em espécies ancestrais), *todos os caracteres* em princípio podem ser compreendidos com o conhecimento da filogenia dos grupos.

São inúmeros os exemplos que podem ser fornecidos para ilustrar esse poder das classificações filogenéticas.

Quadro 8.1. Classificação filogenética dos Vertebrata (ligeiramente modificada de Pough *et al.*, 1993).

Subfilo Vertebrata
- Infrafilo Agnatha
- Infrafilo Gnathostomata
  - Superclasse Chondrichthyes
  - Superclasse Teleostomi
    - Classe Actinistia
    - Classe Euosteichthyes
      - Subclasse Actinopterygii
      - Subclasse Sarcopterygii
        - Infraclasse Dipnoi
        - Infraclasse Tetrapoda
          - Superdivisão Amphibia
          - Superdivisão Amniota
            - Divisão Mammalia
            - Divisão Chelonia
              - Subdivisão Chelonia
              - Subdivisão Reptiliformia
                - Subdivisão Lacertiliformia
                  - Coorte Lacertilia
                  - Coorte Serpentes
                - Subdivisão Crocodiliformia
                  - Coorte Crocodilia
                  - Coorte Aves

Tome-se a classificação filogenética dos Vertebrata do Quadro 8.1. Qualquer informação sobre o compartilhamento de caracteres autoecológicos nesse grupo pode ser compreendida evolutivamente. Esse procedimento corresponde à otimização, estudada no Capítulo 7. O hábitat terrestre dos Tetrapoda e o hábitat aquático dos demais vertebrados, por exemplo, pode ser imediatamente compreendido (por otimização) como uma série de transformação na qual o hábitat aquático é a condição inicial a partir do qual surgiu, na base de Tetrapoda, a condição terrestre (Fig. 8.4A). Pode ser-que se pretenda, por outro lado, compreender a evolução da estrutura da bexiga natatória e sua relação com a função respiratória (Fig. 8.4B). Nesse caso, pode-se compreender que um órgão que tinha outra função em Actinopterygii *começou* a ser empregado na função respiratória no ancestral de Sarcopterygii, mesmo que os Dipnoi não tenham um hábitat estritamente terrestre. O conhecimento de que o âmnion existe exclusivamente nos Amniota pode ser compreendido como uma aquisição desse grupo. As semelhanças na forma geral do corpo entre crocodilos e lagartos pode ser vista como uma plesiomorfia; a forma do corpo distintiva em Aves, por outro lado, forma um conjunto de apomorfias que as diferenciou da condição ancestral de Crocodiliformia. Os exemplos poder-se-iam multiplicar com outros caracteres de vertebrados –e o mesmo ocorreria em outros grupos. O que importa é destacar que

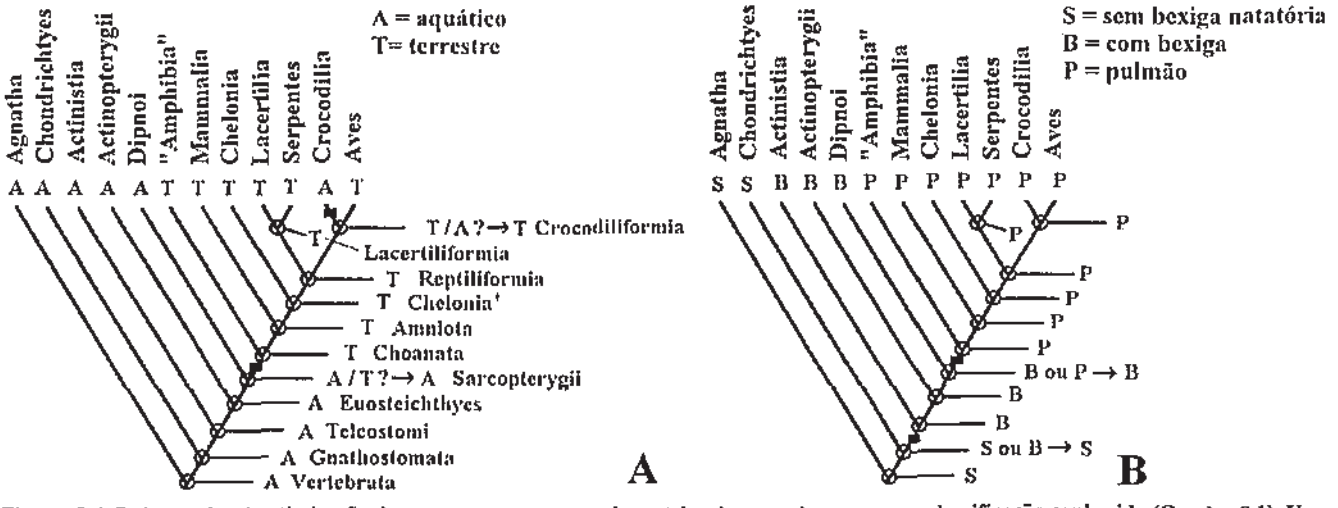


Figura. 8.4. Dois estudos de otimização de caracteres em grupos de vertebrados, com base em uma classificação conhecida (Quadro 8.1). Uma vez recuperada a informação filogenética da classificação, a informação sobre uma determinada característica nos vários grupos é colocada na parte superior do cladograma, nos ramos terminais e, a partir daí, inferida para os vários níveis até a base (veja Capítulo 7, para otimização). Os retângulos pretos indicam sinapomorfias quanto ao caráter estudado. A. Evolução do ambiente em que vivem os adultos de cada grupo, inferida para seu plano-básico.

todas as características evoluem através da filogenia e qualquer caráter pode ter sua evolução compreendida à luz da filogenia do grupo. Assim, um pouco de treino de "leitura" de classificações filogenéticas torna essas classificações uma fonte fantástica de informação e uma ferramenta de uso comum por fisiólogos, ecólogos, taxônomos, bioquímicos etc.

É evidente que a dificuldade de se obterem filogenias precisas para alguns grupos poderia ser vista como uma limitação da proposta hennigiana de construir classificações filogenéticas, uma vez que a alteração da filogenia aceita para um grupo sempre resulta em algum grau de modificação na classificação filogenética desse mesmo grupo. Essa crítica, contudo, tem várias fraquezas. A primeira delas é que a diretriz da Sistemática Filogenética é representar nas classificações o *conhecimento atual* das relações filogenéticas em um grupo. Se nada é conhecido das relações de parentesco em um grupo, é construída uma classificação para o grupo que indica a ausência de conhecimento; se pouco é conhecido das relações filogenéticas no grupo, esse pouco conhecimento pode ser representado inequivocamente na classificação; se as relações de parentesco estão completamente esclarecidas, faz-se com que a classificação reflita a filogenia completa conhecida para o grupo. Às vezes, há propostas efetivamente diferentes para a filogenia de um grupo, ao menos em certos níveis. Nessa situação, pode-se ao adotar uma das filogenias aceitas, indicando a autoria da proposta, ou pode-se gerar uma filogenia (e, conseqüentemente, uma classificação) de consenso, em que apenas os pontos de concordância entre as propostas são expressos.

É evidente também que o conhecimento filogenético evolui, o que pode trazer algum grau de modificação às classificações propostas –diga-se, instabilidade. A expectativa de estabilidade para as classificações, porém, parece ser um dos resquícios mais persistentes de uma visão platonista do mundo. No mundo atemporal platônico, os tipos ideais das espécies e as semelhanças compartilhadas são eternas, perenes e estáveis. Se existir esse mundo platônico, se não existir evolução, se houver meios de inferir as características dos tipos ideais, se houver um método de gerar um sistema de classificação baseado nessas características sem disputas entre autores e se tal sistema for útil, teremos uma classificação biológica efetivamente estável. Poucas dessas premissas parecem ser cumpridas. Essa estabilidade certamente é desejável, considerando sua necessidade de uso em questões práticas, como efetivamente ocorre com as classificações biológicas. Contudo, nenhum sistema de classificação que se fundamenta em um conhecimento que evolui gradualmente é estável. Nenhuma das escolas consegue resolver o problema da instabilidade, visto que em todas há maneiras distintas de considerar os dados e há adição permanente de informação, fazendo com que autores diferentes em épocas diferentes produzam classificações incongruentes entre si. Nesse sentido, as classificações filogenéticas, por terem como referência uma única história, que pode ser recuperada, talvez sejam as que têm maior chance de se aproximarem de uma estabilidade a médio e longo prazo. A estabilidade certamente deve ser uma recomendação para qualquer escola. Nesse aspecto, como foi visto acima, as classificações filogenéticas têm um "decodificador universal", que é a informação sobre as relações filogenéticas, algo que não existe nas demais classificações.

Bibliografia Recomendada

Ashlock, P.D. 1979. An evolutionary systematist's view of classification. *Syst. Zool. 28*(4):441-450.

Blackwelder, R.E. 1959. The functions and limits of classification. *Syst. Zool. 5*:145-146.

Borgmeier, T. 1955. Die Wanderameisen der neotropische Region. *Studia ent. 3*:1-717.

Buck, R. & D. Hull. 1966. The logical structure of the Linnaean hierarchy. *Syst. Zool. 15*:97-111.

Crowson, R.A. 1970. *Classification and biology*. Heinemann Education Books, London.

Darlington, P.J., Jr. 1970. A practical criticism of Hennig-Brundin "Phylogenetic Systematics" and Antarctic biogeography. *Syst. Zool 19*(1):1-18.

Griffiths, G.C.D. 1974a. Some fundamental problems in biological classification. *Syst. Zool. 22*:338-343.

Griffiths, G.C.D. 1974b. On the foundations of biological systematics. *Acta Biotheoretica 23*:85-131.

Griffiths, G.C.D. 1976. The future of the Linnean nomenclature. *Syst. Zool. 25*:168-173.

Hennig, W. 1966a. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill. University of Illinois Press.

Hull, D. 1965. The effect of essentialism on taxonomy - Two thousand years of stasis (I). *Br. J. Philos. Sci. 15*:314-326.

Mayr, E. 1974. Cladistic analysis and cladistic classification. *Zool. Syst. Evol.-Forsch. 12*:94-128.

Nelson, G. & N. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.

Papavero, N. & J.M. Abe. 1992. Funciones que preservan orden y categorías lineanas. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 5*:39-74.

Papavero, N., J. LLorente-Bousquets & J.M. Abe. 1992a. Un nuevo sistema de nomenclatura para la Sistemática Filogenética. I. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 5*:1-20.

Papavero, N. & J. LLorente-Bousquets. 1992b. El uso equívoco del concepto de 'género' en Sistemática Filogenética. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 5*:31-38.

Rosen, D.E. 1974. Cladism or gradism: A reply to Ernst Mayr. *Syst. Zool. 22*:446-451.

Sokal, R.R. & P.H.A. Sneath. 1963. *The principles of numeric taxonomy*. W.H. Freeman & Co., San Francisco, Cal.

Simpson, G.G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York.

Wiley, E.O. 1979. An annotated Linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Syst. Zool. 28*:308-337.

Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*.New York, John Wiley & Sons.

Bibliografia Adicional

Abe, J. & N. Papavero. 1991. *Teoria intuitiva dos conjuntos*. Makron Books & McGraw Hill do Brasil, São Paulo.

Ashlock, P.D. 1974. The uses of cladistics. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 5*:81-99.

Ax, P. 1987. *The phylogenetic system. The systematization of organisms on the basis of their phylogenesis*. John Wiley & Sons, New York.

Bernier, R. 1984. The species as an individual: Facing essencialism. *Syst. Zool. 33*:460-469.

Blackwelder, R.E. 1959. The functions and limits of classification. *Syst. Zool. 5*:145-146.

Brady, R. 1985. On the independence of systematics. *Cladistics 1*:113-126.

Buck, R. & D. Hull. 1969. Reply to Gregg. *Syst. Zool. 18*:354-357.

Dupuis, C. 1984. Willi Hennig's impact on taxonomic thought. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 15*:1-24.

Ghiselin, M.T. 1966a. An application of the theory of definitions

to systematic principles. *Syst. Zool. 15*:127-130.
Ghiselin, M.T. 1966b. On psychologism in the logic of taxonomic controversies. *Syst. Zool. 15*:207-215.
Gregg, J.R. 1950. Taxonomy, language, and reality. *Am. Nat. 74*:419-435.
Gregg, J.R. 1954. *The language of taxonomy. An application of symbolic logic to the study of classificatory systems*. New York.
Haeckel, E. 1886. *Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen*. Reimer, Berlim.
Hennig, W. 1966a. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill. University of Illinois Press.
Hull, D. 1964. Consistency and monophyly. *Syst. Zool. 13*:1-11.
Hull, D. 1970. Contemporary systematic philosophies. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 1*:19-54.
Hull, D. 1976. Are species really individuals? *Syst. Zool. 25*:174-191.
Hull, D. 1978. A matter of individuality. *Phil. Sci. 45*:335-360.
Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae*. Ed. 10, Vol. 1, 824 pp. Holmiae [=Stockholm].
Mayr, E. 1969. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, New York.
Mayr, E. 1981. Biological classification: Toward a synthesis of opposing methodologies. *Science*, N.Y., *214*:510-516.
Michener, C.D. & R. Sokal. 1957. A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution 11*(2):130-162.
Nelson, G. 1979. Cladistic analysis and synthesis: Principles and definitions, with a historical note on Adanson's *Familles des Plantes* (1763-1764). *Syst. Zool. 28*:1-21.
Panchen, A.L. 1992. *Classification, evolution and the nature of biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. 1992a. Un nuevo concepto en Biología Comparada: el 'eidoforonte'. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 5*:21-30.
Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. 1993a. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la Sistemática Filogenética. II. filogenias con fusión de especies. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 6*:1-28.
Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. 1993b. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la Sistemática Filogenética. III. la cuestión de los híbridos. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 6*:29-42.
Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. 1993c. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la Sistemática Filogenética. IV. especies polipátridas y especies fósiles. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 6*:43-60.
Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. 1993d. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la Sistemática Filogenética. V: 'Las categorías supraespecíficas'. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 6*:1-46.
Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. 1993e. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la Sistemática Filogenética. VI: La cuestión de los 'subgéneros' . *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 6*:43-60.
Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. 1993f. El uso equívoco del concepto de género en Sistemática Filogenética. III. ¿cómo y por qué se equivocó Hennig?. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 6*:61-82.
Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets (organizadores). 1993g. *Principia phylogenetica. Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen I. Conceptos básicos de la taxonomía: una formalización*. UNAM, México, D.F.
Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets (organizadores). 1994a. *Principia phylogenetica. Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen II. Las teorías clasificatorias de Éuritos de Taranto, Platón, Espeusipo y Aristóteles*. UNAM, México, D.F.
Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets (organizadores). 1994b. *Principia phylogenetica. Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen III. De Hsun Tzu a Kant*. UNAM, México, D.F.
Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets (organizadores). 1994c. *Principia phylogenetica. Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen IV. El Sistema Natural y otros sistemas, reglas, mapas de afinidades y el advenimiento del tiempo en las clasificaciones:Buffon, Adanson, Maupertuis, Lamarck y Cuvier*. UNAM, México, D.F.
Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets (organizadores). 1994d. *Principia phylogenetica. Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen V. Wallace y Darwin*. UNAM, México, D.F.
Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets (organizadores). 1995. *Principia phylogenetica. Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen VI. Analogía y conceptos relacionados en el período pre-evolutivo*. UNAM, México, D.F.
Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets (organizadores). 1996a. *Principia phylogenetica. Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen VII. La taxonomía evolutiva*. UNAM, México, D.F.
Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets (organizadores). 1996b. *Principia phylogenetica. Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen VIII. Los sistemas filogenéticos del Siglo XX*. UNAM, México, D.F.
Papavero, N.; J. Llorente-Bousquets & J.M. Abe. 1993. El uso equívoco del concepto de género en Sistemática Filogenética. II. implicaciones biogeográficas. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 6*:61-82.
Pough, F.H.; J.B. Heiser & W.N. McFarlend. 1993. *A vida dos vertebrados*. Atheneu Editora, São Paulo.
de Queiroz, K. 1988. Systematics and the Darwinian revolution. *Phil. Sci. 55*:238-259.
de Queiroz, K. & J. Gauthier. 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. *Syst. Zool. 39*(4):307-322.
Ridley, M. 1986. *Evolution and classification: The reformation of cladism*. Longman, London.
Woodger, J.H. 1952. From biology to mathematics. *British J. Phil Sci. 3*:1-21.

Dalton de Souza Amorim

Capítulo 9
Classificações filogenéticas

"Tomar o sistema filogenético o sistema geral de referência para a sistemática especial tem a inestimável vantagem de que as relações com todos os demais sistemas biológicos concebíveis podem facilmente ser representados através dele. Isto ocorre porque o desenvolvimento histórico dos organismos deve necessariamente estar refletido de alguma maneira em todas as relações entre organismos. Conseqüentemente, as relações diretas estendem-se do sistema filogenético para todos os outros sistemas possíveis, enquanto que freqüentemente não há essas relações diretas entre esses outros sistemas." (Willi Hennig, 1966, *Phylogenetic Systematics*, p. 22)

TRANSFORMAÇÃO DE CLADOGRAMAS EM CLASSIFICAÇÕES

Antes de tratar mais extensamente das classificações filogenéticas, convém discutir um pouco mais a estrutura das classificações tradicionais. Como vimos, as classificações biológicas incluem táxons que receberam nomes e foram associados a categorias taxonômicas. Esses táxons correspondem a agrupamentos que têm como elementos outros táxons subordinados menores (espécies e outros táxons supra-específicos ou subespecíficos). Nos níveis superiores das classificações tradicionais, o número de táxons subordinados normalmente é pequeno. Os filos têm relativamente poucas classes e as classes têm relativamente poucas ordens. Mas há famílias com dezenas, às vezes centenas de gêneros e há gêneros com centenas de espécies. Nessas classificações, quando um táxon mais abrangente contém três ou mais táxons subordinados, eles são listados seguindo algum critério: alfabético, antigüidade da criação dos nomes, posição geográfica, uma seqüência que intuitiva de grupos "mais primitivos" a "mais derivados" ou aleatoriamente. A existência de uma *lista* assim mostra que as relações filogenéticas entre os elementos subordinados são *desconhecidas*. Essas listas mostram que, nas classificações tradicionais, há muitos níveis taxonômicos intermediários, reunindo elementos de táxons maiores em grupos um pouco menores, que não foram descobertos e nomeados. O número de níveis não expressos nas classificações tradicionais de todos os grupos certamente é muito grande.

O princípio mais importante das classificações filogenéticas é que todos os táxons devem ser monofiléticos. Isso confere um significado muito particular a essas classificações. Quando os táxons são monofiléticos (ao nível de espécie ou ao nível supra-específico), eles correspondem a entidades históricas que são descobertas, e não inventadas. Nesse contexto, a tarefa do sistemata é obter cladogramas e, com base neles, criar um sistema de nomes que reflita a filogenia em todos os níveis. As normas gerais a serem seguidas são:

(1) todos os táxons devem corresponder a grupos monofiléticos ou, se a monofilia do táxon não está determinada, isso deve estar claro;

(2) todos os níveis de generalidade conhecidos do grupo devem ser expressos ou devem ser passíveis de reconhecimento;

(3) deve ser possível reconhecer as relações entre grupos-irmãos; e

(4) deve ser possível reconhecer a que grupo maior um grupo menor está subordinado.

CLASSIFICAÇÕES FILOGENÉTICAS E CATEGORIAS TAXONÔMICAS

Há duas maneiras diferentes de representar o conhecimento das relações de parentesco em classificações filogenéticas (Nelson, 1972): por *subordinação* e por *seqüenciação*. No método de subordinação, grupos de níveis hierárquicos subordinados diferentes têm *sempre* categorias taxonômicas de nível menor que aquela do grupo mais abrangente. Nesse método, todos os grupos monofiléticos do cladograma têm um nome próprio e estão representados na classificação. Além disso, táxons-irmãos sempre têm a mesma categoria taxonômica. Para o cladograma da Figura 9.1A, fixando-se a categoria de "Superclasse" para o nível mais abrangente, poder-se-ia construir a classificação filogenética por subordinação do Quadro 9.1.

No método de seqüenciação, diversamente, alguns grupos monofiléticos que incluem táxons terminais sucessivos em uma filogenia permanecem sem denominação e ramos laterais sucessivos são associados à mesma categoria taxonômica. Ou seja, em um ramo de um cladograma com uma série de eventos, quando há ramos menores ("ramos laterais") em níveis sucessivos, cada um dos sucessivos ramos laterais recebe a mesma categoria taxonômica. Resgata-se a informação filogenética tomando de uma seqüência de táxons com a mesma categoria, o táxon em uma determinada linha como o grupo-irmão do conjunto dos táxons de mesma categoria que o seguem na lista. Para o cladograma da Fig. 9.1B, poder-se-ia gerar, pelo método de seqüenciação, a classificação filogenética do Quadro 9.2, atribuindo ao táxon M a categoria de superclasse. O táxon A, nessa classificação, é o grupo-irmão dos táxons B+C+D. O táxon B, por sua vez, é o grupo-irmão de C+D. Finalmente, C e D são grupos-irmãos.

Note que os cladogramas das Figuras 9.1A e 9.1B são iguais. Apenas, foram dados nomes a dois níveis intermediários em 9.1A, que não são nomeados em 9.1B. O

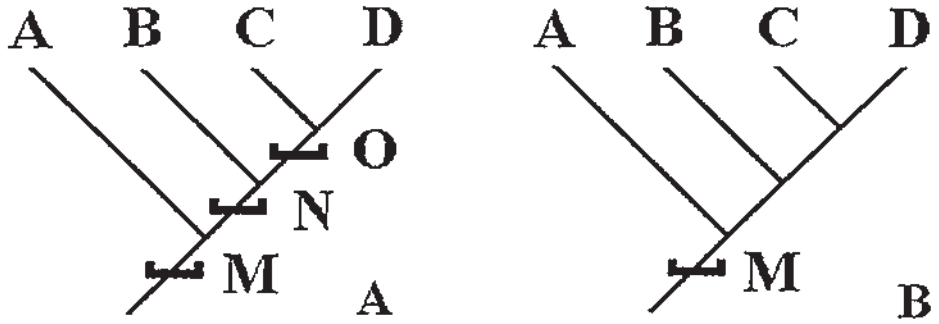


Figura 9.1. Denominação dos grupos monofiléticos de um cladograma de um grupo hipotético com quatro ramos terminais (veja o texto). A. Sistema de subordinação: os grupos monofiléticos em todos os níveis recebem nomes próprios; B. Sistema de seqüenciação: apenas os grupos monofiléticos terminais e o grupo mais abrangente recebem nomes próprios.

Quadro 9.1. Classificação filogenética por subordinação do grupo hipotético cuja filogenia está representada na Figura 9.1A, associando ao táxon mais inclusivo a categoria Superclasse.

Superclasse M
Classe A
Classe N
Subclasse B
Subclasse O
Infraclasse C
Infraclasse D

Quadro 9.2. Classificação filogenética por seqüenciação do grupo hipotético cuja filogenia está representada na Figura 9.1B, associando ao táxon mais inclusivo a categoria Superclasse.

Superclasse M
Classe A
Classe B
Classe C
Classe D

mais importante, no entanto, é que, embora as duas classificações em sua forma sejam diferentes (Quadros 9.1 e 9.2), elas expressam a mesma filogenia.

SUBORDINAÇÃO

O método de subordinação tem vantagens claras. A primeira delas é que todos os táxons do cladograma recebem um nome próprio. Com isso, pode-se referir diretamente aos táxons em todos os níveis da classificação. Além disso, ao menos dentro de grupos sucessivamente inclusivos, as categorias taxonômicas são usadas de maneira comparável, isto é, grupos irmãos têm a mesma categoria.

Na subordinação, por convenção, a ausência de informação que permita resolver uma politomia no cladograma é indicada por uma seqüência de táxons de mesma categoria em um mesmo nível de indentação. Um estudo mais profundo do grupo pode resolver a politomia e mostrar que um dos ramos na politomia é irmão do conjunto do restante dos táxons, alterando a classificação. Nesse caso, uma classificação inicial que represente a politomia teria que ser refeita, indicando o maior conhecimento da filogenia do grupo.

O cladograma da Figura 9.2 apresenta um grupo hipotético com dois níveis resolvidos e uma politomia. Uma classificação desse grupo por subordinação poderia ser a do Quadro 9.3. Como essa é uma classificação filogenética por subordinação, a existência da quatro táxons seguidos de mesma categoria é um indicativo de que o autor da classificação não possuía informação para resolver a tetratomia.

A subordinação, por outro lado, tem desvantagens consideráveis. A primeira delas é que a classificação de grupos muito grandes exige um número imenso de novas categorias para que todos os níveis da filogenia sejam representados. No nível de família, não apenas o número de categorias é extremamente limitado, como também os sufixos correspondentes às categorias taxonômica é limitado (em Zoologia, -idae, para família, -inae, para subfamília, -ini, para tribo, -ina, para subtribo; em Botânica, -aceae, para família, -oideae, para subfamília etc.). Em insetos, por exemplo, há famílias com centenas de gêneros, de modo que, em alguns casos, apenas entre família e gênero seriam necessárias mais de 100 novas categorias em um sistema como esse. Essas categorias e, especialmente, as terminações não

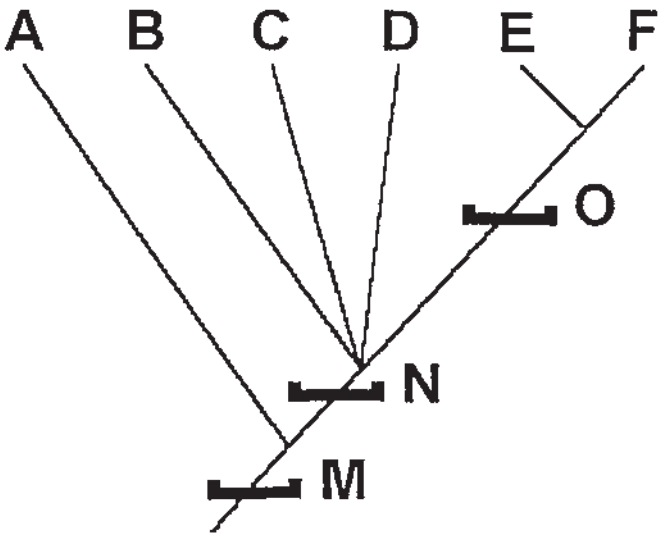


Figura 9.2. Cladograma de um grupo hipotético com uma politomia, representando a ausência de conhecimento filogenético entre quatro ramos —B, C, D e {E, F}. A representação de uma politomia nas classificações filogenéticas é diferente nos métodos de subordinação e de seqüenciação.

30.538/07

Quadro 9.3. Classificação filogenética por subordinação correspondente à filogenia da Figura 7.6, em que há um nível com uma politomia, indicando ausência de conhecimento sobre a maior proximidade entre dois dos quatro ramos que a compõem.

Superclasse M
  Classe A
  Classe N
    Subclasse B
    Subclasse C
    Subclasse D
    Subclasse O
      Infraclasse E
      Infraclasse F

estão disponíveis na estrutura das classificações tradicionais.

A segunda limitação é que a descoberta de novos táxons terminais não apenas gera a necessidade de introduzir também novos táxons inclusivos, como também faz com que todas as categorias associadas aos táxons subordinados abaixo desse nível sejam modificadas. A Fig. 9.3A altera o cladograma da Figura 9.1A pela adição de dois novos ramos laterais, E e F. Isso implica em uma alteração considerável na classificação em relação à anterior (Quadro 9.1). A nova classificação por subordinação poderia ficar, por exemplo, como a do Quadro 9.4. Isso mostra que mesmo alterações localizadas na filogenia provocam grandes mudanças na estrutura da classificação.

A terceira limitação é que o método resulta em grande número de nomes redundantes. Na classificação de Platnick (1977d) dos grandes grupos de aranhas, há doze nomes (cinco redundantes) para uma filogenia com sete táxons terminais. Há *redundância* quando são dados dois ou mais nomes para o mesmo táxon, cada um dos quais corresponde a um nível na hierarquia de categorias. Uma ordem que contenha uma única espécie terá, para o mesmo táxon (que é essa espécie), o nome da espécie, o nome do gênero, o nome da família e o nome da ordem. Talvez o caso mais típico seja o de Placozoa, um filo constituído de uma única espécie. O fato de as filogenias serem em sua maioria muito assimétricas (em uma dicotomia, um dos ramos é muito maior que o outro) faz com que a redundância de nomes em classificações por subordinação seja quase que uma regra e não uma exceção.

Finalmente, o método de subordinação não soluciona o problema da ausência de significado das categorias lineanas, que continuam sendo utilizadas. O conjunto de táxons de mesma categoria forma uma classe que não têm significado evolutivo. Não haveria, por exemplo, em uma classificação filogenética por subordinação, nenhuma relação concreta entre Anisopodidae (Diptera) e Cichlidae (Actinopterygii), ambos táxons do nível de família.

Algumas tentativas foram feitas para minimizar alguns dos problemas das classificações por subordinação. Hennig (1969) procurou desenvolver um sistema de categorias com índices numéricos, de maneira a evitar a proliferação de nomes de categorias. No sistema proposto por Hennig, para cada par de grupos-irmãos atribuem-se os índice 1 e 2, respectivamente para os ramos menor e maior. A classificação dos grandes grupos de Insecta, proposta por Hennig (1969), está representada no Quadro 9.5.

Alguns problemas das categorias lineanas de fato resolvem-se com a substituição dos nomes por índices numéricos. Contudo, restam vários problemas: (1) índices numéricos são muito difíceis de memorizar e de usar na comunicação; (2) tornar-se-iam extremamente extensos no nível de espécie, caso fossem aplicados a todos os organismos; (3) seriam igualmente instáveis, como as classificações por subordinação em geral; e (4) manteriam o problema da falta de significado das categorias. Løvtrup (1977) propôs um sistema de índices em que, ao invés dos algarismos 1 e 2, seriam usados os algarismos 0 e 1 para o par de grupos-irmãos. Adicionalmente, sempre que dois algarismos consecutivos fossem ambos diferentes de 0, eles seriam somados. Assim, a mesma classificação dos Insecta de Hennig (Quadro 9.5) poderia ser transformada naquela do Quadro 9.6.

A proposta de Løvtrup (1977) resolve o problema da quantidade de números nos grupos mais apicais da filogenia, mas não elimina outras dificuldades do sistema de subordinação com índices numéricos, referidas acima. Note que as classificações dos Quadros 9.5 e 9.6 correspondem exatamente à mesma hierarquia de táxons, com associações diferentes de categorias. Aqui é fácil verificar que o sistema

Quadro 9.5. Classificação filogenética por subordinação dos grandes grupos de Insecta proposta por Hennig (1969), em que as categorias lineanas são substituídas por índices numéricos 1 e 2, respectivamente para os ramos menor e maior em cada nível de generalidade do cladograma.

Insecta
  1.1. Entognatha
    1.1. Diplura
    1.2. Ellipura
      1.2.1. Protura
      1.2.2. Collembola
  2. Ectognatha
    2.1. Archaeognatha
    2.2. Dicondylia
      2.2.1. Zygentoma
      2.2.2. Pterygota
        2.2.2.1. Palaeoptera
          2.2.2.1.1. Ephemeroptera
          2.2.2.1.2. Odonata
        2.2.2.2. Neoptera

Quadro 9.6. Classificação filogenética por subordinação dos Insecta, alterando a proposta por Hennig (1969) pela substituição dos índices "1" e "2" pelos índices "0" e "1" (Løvtrup, 1977). Quando dois índices consecutivos são diferentes de 0, seus valores são somados.

1. Insecta
  1.0. Entognatha
    1.0.0. Diplura
    1.0.1. Ellipura
      1.0.1.0. Protura
      1.0.2. (= 1.0.1.1.) Collembola
  2. (=1.1.) Ectognatha
    2.0. Archaeognatha
    3. (=2.1.) Dicondylia
      3.0. Zygentoma
      4. Pterygota
        4.0. Palaeoptera
          4.0.0. Ephemeroptera
          4.0.0.1. Odonata
        5. Neoptera

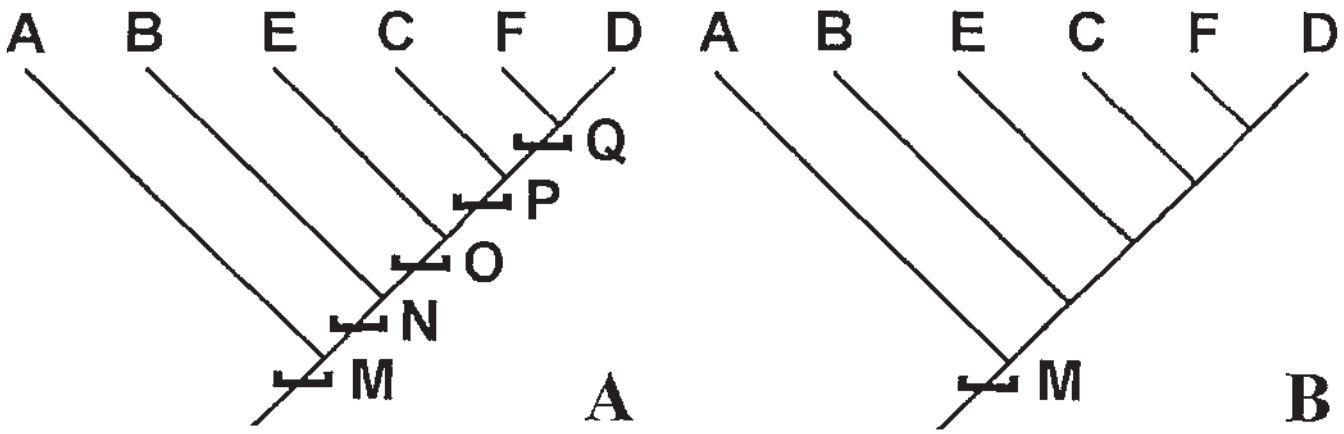


Figura 9.3. Denominação dos grupos monofiléticos de um cladograma de um grupo hipotético com seis ramos terminais (veja texto). A. Sistema de subordinação: os grupos monofiléticos em todos os níveis recebem nomes próprios; B. Sistema de seqüenciação: apenas os grupos monofiléticos terminais e o grupo mais abrangente recebem nomes próprios.

de táxons e o sistema de categoria são independentes.

A proliferação do número de categorias taxonômicas acima do grupo da família foi satisfatoriamente resolvida por Farris (1976b), que propôs um sistema de prefixos aumentativos e diminutivos a serem acrescidos aos nomes das categorias lineanas principais, gerando um número infinito de categorias novas. Os prefixos aumentativos são super-, hiper-, mega- e giga-; os diminutivos são sub-, infra-, micro- e pico-. Cada prefixo corresponde a um valor modificador da categoria, respectivamente de +1 a +4 e de -1 a -4. Assim, uma seqüência de categorias de níveis sucessivos seria: gigagigaordem (=+8), megagigaordem (+7), hipergigaordem (+6), supergigaordem (+5), gigaordem (+4), megaordem (+3), hiperordem (+2), superordem (+1), ordem (0), subordem (-1), infraordem (-2), microordem (-3), picoordem (-4), subpicoordem (-5), infrapicoordem (-6), micropicoordem (-7) e picopicoordem (-8).

O problema do *número* de categorias acima do grupo da família, portanto, pode ser resolvido com a aplicação desse método. No entanto, mantêm-se os problemas citados para as categorias do grupo da família, a questão da instabilidade e da falta de significado das categorias. Alguns dos nomes redundantes de táxons na classificação podem ser evitados. Christoffersen (1988) sugeriu que, em caso de redundância, após o nome do táxon de maior nível de generalidade de uma classificação, o nome do grupo de menor nível de generalidade estivesse entre colchetes. Assim, se uma ordem inclui uma única espécie, ao invés de indicarmos

Filo Placozoa, Trichoplachidae, *Trichoplax*, *Trichoplax adherens*

indicar-se-ia apenas

Filo Placozoa [*Trichoplax adherens*].

Essa sugestão é aplicável não somente a classificações por subordinação, mas a qualquer classificação que tenha redundância de nomes. A resistência a seu emprego provavelmente adviria do fato de que alguns autores insistiriam na necessidade de manter os nomes dos grupos da família e do gênero como válidos e necessários.

Assim, algumas soluções podem ser propostas para amenizar parte dos problemas da classificação por subordinação. No entanto, a artificialidade das categorias em si, o excesso de nomes e categorias, e a instabilidade do sistema não podem ser solucionados.

SEQÜENCIAÇÃO

O método de classificação por seqüenciação também tem vantagens e desvantagens. Primeiramente, é necessário

Quadro 9.4 Classificação filogenética por subordinação correspondente ao cladograma da Figura 9.3A, que altera o cladograma da Figura 9.2A pela adição de dois táxons terminais. Compare esta classificação com a do Quadro 9.1.

Superclasse M
- Classe A
- Classe N
  - Subclasse B
  - Subclasse P
    - Infraclasse E
    - Infraclasse O
      - Microclasse C
      - Microclasse Q
        - Picoclasse F
        - Picoclasse D

Quadro 9.7. Classificação filogenética por seqüenciação correspondente ao cladograma da Figura 9.3B, que altera o cladograma da Figura 9.1B pela adição de dois táxons terminais. Compare esta classificação com a do Quadro 9.8. O número de alterações ocorridas com a adição de novos táxons é bem menor que no método de subordinação (Quadros 9.1 e 9.3).

Superclasse M
- Classe A
- Classe B
- Classe E
- Classe C
- Classe F
- Classe D

Quadro 9.8. Classificação filogenética por seqüenciação correspondente ao cladograma da Figura 9.2. São utilizados os artifícios propostos por Wiley (1979) para o reconhecimento de politomias através da adição da expressão "*sedis mutabilis*" a cada ramo, e por Amorim (1982a, 1994b), para denominar os ramos inclusivos sem nomes.

Superclasse M
  Classe A
  grupo B*
    Classe B, *sedis mutabilis*
    Classe C, *sedis mutabilis*
    Classe D, *sedis mutabilis*
    grupo E^+, *sedis mutabilis*
      Classe E
      Classe F

saber que não é possível construir uma classificação por seqüenciação "pura". Se construíssemos uma classificação desse tipo para todos os organismos, teríamos um táxon mais abrangente associado à categoria de super-reino e, como táxons subordinados, uma enorme seqüência de ramos laterais ao longo de um ramo principal até o nível de espécie apenas com a categoria "Reino". Assim, em classificações por seqüenciação sempre há níveis em que se utiliza o método de subordinação, com um par de grupos-irmãos recebendo a mesma categoria.

A principal vantagem da seqüenciação é permitir que, com um número relativamente pequeno de categorias e de nomes de táxons, se possa erigir a classificação de grupos muito grandes. Outras vantagens são: (1) o número de nomes redundantes é relativamente menor; (2) é possível conservar a maior parte dos nomes e categorias associadas das classificações tradicionais, o que implica em uma economia no esforço de memorização de novas classificações; (3) o pequeno número de novas categorias necessárias; e (4) a introdução de novos ramos em uma filogenia demanda um número pequeno de alterações em uma classificação por seqüenciação pré-existente. A Figura 9.3B, por exemplo, que inclui dois novos táxons terminais em relação ao cladograma da Fig. 9.1B, implica em uma nova classificação do grupo, como está no Quadro 9.7. Todos os táxons e categorias da classificação anterior foram mantidos sem alterações na nova classificação.

As desvantagens do método de seqüenciação já foram bastante citadas na literatura e muitos autores não gostam dele (veja, por exemplo, Platnick, 1977d), ao menos acima da categoria da família. Os argumentos são diversos. As categorias taxonômicas continuam não tendo significado evolutivo. A mesma categoria não é aplicada a grupos-irmãos e, para os táxons de um mesmo grupo, ela pode ser aplicada a níveis muito distintos. Além disso, sem o uso de outros recursos, um número grande de táxons inclusivos permanece sem nome nas classificações, criando transtornos para nos referirmos a eles. Finalmente, não é possível, sem lançar mão de artifícios, indicar na classificação que há politomias na filogenia.

Diversas soluções foram sugeridas para essas limitações. Para discernir quando uma seqüência de nomes de táxons representa ramos laterais sucessivos ou uma politomia, Wiley (1979) sugeriu que se acrescente a expressão "*sedis mutabilis*" ao nome de cada táxon da politomia (Quadro 9.8).

Para resolver a ausência de nomes de táxons inclusivos, Amorim (1982a) sugeriu que esses táxons fossem referidos através de um artifício. No cladograma da Fig. 9.3A, por exemplo, o grupo monofilético que inclui os táxons terminais [E+C+F+D] corresponderia, em uma classificação filogenética por subordinação, à subclasse P (Quadro 9.4). Nas classificações por seqüenciação, esse grupo pode ser referido como o "grupo-E^+", ou seja, o "grupo que inclui o táxon E mais seu grupo-irmão, o táxon [C+F+D]". Este último táxon, por sua vez, seria referido como o grupo-C^+, que inclui os grupos C e F^+ (ou grupo-D^+). O grupo N da Figura 9.3A poderia ser referido como o grupo-B^+ em uma classificação por seqüenciação. Se as relações entre os táxons subordinados de um grupo não estiverem determinadas (isto é, havendo uma politomia), ao invés de nos referirmos ao grupo com um sinal de "+", podemos utilizar um asterisco (Amorim, 1994).

O cladograma da Fig. 9.2 poderia, desse modo, ser transformado em uma classificação filogenética por seqüenciação utilizando os recursos propostos por Wiley (1979) e por Amorim (1982a) (Quadro 9.8).

A existência de vantagens e desvantagens nos procedimentos de seqüenciação e subordinação não modifica seu valor mais importante: os dois procedimentos preenchem os requisitos fundamentais das classificações filogenéticas, de transmitir ao leitor o conhecimento da diversidade biológica junto com a informação filogenética. Sempre haverá dificuldades para a construção de classificações –não importa quais sejam os objetos– eficientes como *information retrieval system*. Nesse sentido, considerando as dificuldades envolvidas, talvez as classificações biológicas sejam um dos mais bem sucedidos sistemas de classificação já produzidos pelos seres humanos. Muitas das limitações indicadas acima não são próprias de classificações filogenéticas, mas do próprio sistema lineano de categorias. Elas estão presentes nas classificações de todas as demais escolas de sistemática. Como se verá adiante, há problemas insolúveis no uso dos sistemas tradicionais de classificação dentro de um contexto evolutivo. Apenas com um sistema novo (com um custo elevado de adaptação em uma fase de transição) é possível construir uma estrutura coerente. O que importa realçar aqui é que qualquer classificação filogenética é capaz de informar ao leitor o conhecimento atual sobre as relações de parentesco entre os membros de um grupo.

FÓSSEIS E AS CLASSIFICAÇÕES FILOGENÉTICAS

Uma das dificuldades na construção de um sistema único de classificação, refletindo todo o conhecimento disponível sobre a diversidade, são os fósseis. Fósseis correspondem a organismos que viveram em tempo anterior ao recente e que tiveram partes preservadas ou deixaram indícios que são identificados atualmente (como pegadas, por exemplo). Sendo descobertos, são descritos da mesma forma que os grupos recentes, e à espécie é atribuído um

Quadro 9.9. Classificação filogenética por seqüenciação dos grandes grupos de Aves, incluindo uma espécie fóssil hipotética —*Avus ancestorcus*—, ancestral de todas as Aves.

Supercoorte Aves (*Avus ancestorcus*)
  Plesion Archaeornithes
  Coorte Neornithes
    Plesion Hesperornithiformes
    Subcoorte Palaeognathae
    Subcoorte Neognathae

binômio. Se a espécie não está extinta, o nome aplica-se também a indivíduos atuais; se está extinta, aplica-se apenas a fósseis. Essa espécie, por sua vez, é incluída em táxons supra-específicos –gêneros, famílias, ordens, classes etc.– que podem incluir ou não espécies recentes, isto é, esses grupos podem ou não estar completamente extintos).

De modo geral, a construção de classificações para períodos geológicos distintos, com grupos extintos típicos de cada período, têm sido feita ser considerar apropriadamente o conhecimento sobre os grupos recentes (veja, por exemplo, Rohdendorf, 1991). Isso acarreta problemas complicados. Inúmeras propostas foram feitas na literatura sobre como tratar a informação sistemática paleontológica (veja discussão em Wiley, 1981). Alguns autores propuseram que se apresentem grupos extintos e recentes em classificações separadas. Ainda que essa solução evite os problemas decorrentes da integração dos dois tipos de dados, ela resulta na perda de informação para quem tem apenas um dos sistemas em mãos. Além disso, a reunião dos sistemas paleontológico e neontológico permite uma compreensão muito mais detalhada da história evolutiva dos grupos, o que ilumina a compreensão dos demais aspectos dos organismos. Outros autores propuseram apresentar uma classificação separada para cada grande estrato paleontológico, o que acentua ainda mais o problema. Finalmente, há diversas propostas sobre como conjugar os dados de paleontologia e neontologia em um único sistema de classificação.

Um dos maiores problemas para lidar com os dados de fósseis é a dificuldade, já referida aqui anteriormente (Capítulo 6), de determinar *positivamente* se um determinado fóssil pertenceu a uma espécie ancestral de um grupo com descendentes atuais ou se pertenceu a um ramo diferenciado e extinto que não é ancestral de grupos atuais (isto é, uma história em alguma extensão independente de qualquer outro grupo). A presença de autapomorfias em um fóssil *demonstra* que esse fóssil faz parte de um ramo lateral independente extinto. A ausência de autapomorfias, no entanto, não é evidência definitiva de que o fóssil tenha pertencido a uma população ancestral de um grupo atual, pois as autapomorfias podem ter sido perdidas no processo de fossilização.

O fato de uma espécie do passado ser ancestral ou um ramo independente determina sua posição em relação às espécies recentes de um grupo. Se a espécie for um ramo independente, é uma entidade à parte e tem uma relação de grupo-irmão com outro táxons, como todos os demais táxons recentes. Por outro lado, se for a espécie ancestral de um grupo, sua posição confunde-se com a do próprio grupo do qual ele é ancestral –lembre-se da diferença entre cladograma e árvores filogenética (Capítulo 6). A relação entre a espécie ancestral de um grupo e o grupo monofilético descendente dela é semelhante à relação entre um ovo fecundado (sem a casca) e o próprio adulto derivado dele, com as inúmeras células diferenciadas quanto à forma e outras características funcionais, originadas de uma mesma base. Posicionar espécies ancestrais em uma classificação implica na necessidade de artifícios adicionais. Assim, a atribuição de nomes a táxons do passado cujo *status* não seja conhecido – ancestral ou não– causa dificuldades adicionais àquelas próprias da construção de uma classificação filogenética.

Quando se determina que uma espécie ou um grupo monofilético extinto é um ramo lateral, através do descobrimento de apomorfias *exclusivas*, o táxon pode entrar na classificação filogenética da mesma maneira que os grupos recentes. A questão das *categorias* a serem associadas a fósseis, no entanto, corresponde a outro complicador. Com a subordinação, o número de categorias adicionais que tende a ser incluído no sistema com a descoberta sucessiva de novos fósseis passa a ser preocupante, considerando os problemas normais da subordinação. A questão da redundância dos nomes também fica mais complicada. Nas classificações filogenéticas por seqüenciação ou por subordinação, é preciso criar táxons de grande generalidade para uma única espécie extinta ou para pequenos grupos de espécies, resultando em

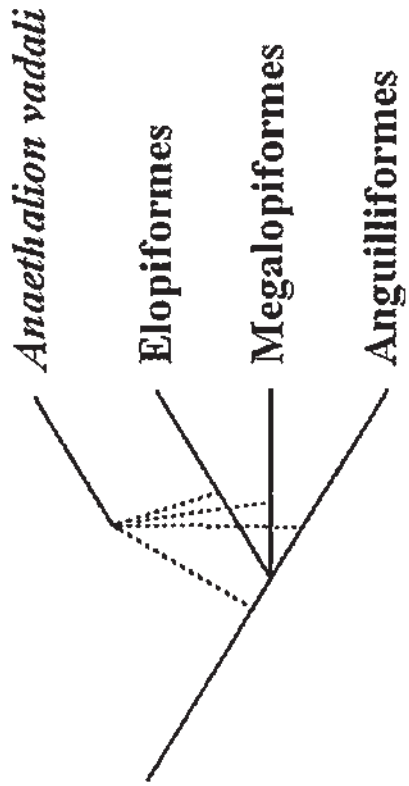


Figura 9.4. Filogenia para os Elopomorpha (Actinopterygii) proposta por Patterson & Rosen (1977). A posição do fóssil *Anaethalion vadali* em relação aos três grandes grupos que incluem espécies recentes é incerta, podendo, inclusive, ser o grupo-irmão de todos os demais Elopomorpha (veja o texto).

Quadro 9.10. Classificação filogenética por seqüenciação dos grandes grupos de Elopomorpha. Há informação suficiente para saber que a espécie *Anaethalion vadali* pertence ao grupo, mas não é possível saber a qual dos ramos de Elopomorpha essa espécie fóssil pertence. Sua posição é indicada como "de posição incerta" dentro do grupo.

Coorte Elopomorpha
Elopomorpha, *incertae sedis*: Plesion *Anaethalion vadali*
Ordem Elopiformes, *sedis mutabilis*
Ordem Megalopiformes, *sedis mutabilis*
Ordem Anguilliformes, *sedis mutabilis*

nomes redundantes. Patterson & Rosen (1977) sugeriram que um epíteto –Plésion– seja adicionado a táxons extintos de qualquer nível hierárquico, substituindo a categoria taxonômica, sem interferir nas convenções dos códigos de nomenclatura para binômios e outras normas dos grupos de gênero e família (como terminações, por exemplo).

Em situações em que fosse possível identificar a espécie ancestral de um táxon supraespecífico, Wiley (1981:223) propõe que se acrescente o nome da espécie extinta entre parênteses após o nome do táxon supraespecífico da classificação do qual a espécie é ancestral. Isso pode ser feito tanto em classificações por subordinação, quanto por seqüenciação. Num dos exemplos de Wiley (1981), a classificação das Aves, incluindo a espécie hipotética ancestral de todas as aves, apareceria como está no Quadro 9.9.

Em inúmeras situações, o conhecimento filogenético de um grupo é parcial e não é possível determinar a posição precisa de uma espécie (ou de um grupo) na filogenia de um grupo maior. Esse é um problema particularmente agudo em paleontologia. Muitas espécies extintas são conhecidas de pouquíssimos exemplares, às vezes muito incompletos, dificultando seu posicionamento na filogenia. Às vezes, isso é apenas conseqüência da ausência de informação disponível no fóssil. Entretanto, em inúmeros casos, essa dúvida é conseqüência de uma compreensão insuficiente da evolução do grupo ao qual o fóssil pertence. De modo geral, é difícil posicionar com precisão fósseis na filogenia de grupos recentes e eles acabam ficando em posição incerta em níveis mais amplos de generalidade.

Para esses casos, Wiley (1979) propôs um artefato que permite a inclusão desses grupos de posição incerta em classificações filogenéticas. Eles seriam adligados no grupo de maior generalidade com que a espécie definitivamente compartilha sinapomorfias, seguidos da expressão *incertae sedis*. Ou seja, a presença de uma espécie ou um táxon supraespecífico com essas sinapomorfias em uma classificação indica que ele supostamente pertence ao táxon no qual ele está incluído, mas não há informação para incluí-lo com segurança em nenhum de seus subgrupos. No exemplo da Figura 9.4, a espécie extinta *Anaethalion vadali* não pôde ser incluída em nenhum subgrupo de Elopomorpha. O Quadro 9.10 exibe a classificação filogenética por seqüenciação que representa o conhecimento atual da filogenia do grupo. Cabe notar que o uso da expressão *incertae sedis* não se restringe a fósseis, podendo ser empregado sempre que um táxon específico ou supraespecífico não puder ser incluído com segurança, à luz da informação disponível nos subgrupos de uma filogenia.

Veja que, sem o uso da categoria "Plésion", haveria quatro táxons em categorias diferentes para a mesma entidade: "Ordem Anaethalioniformes", "Família Anaethalionidae", "Gênero *Anaethalion*" e "*Anaethalion vadali*". Esses nomes teriam que ser abandonados se, pouco depois, após um reexame de material ou com o afluxo de novos exemplares, fossem descobertas de características para incluir o fóssil em uma das três ordens.

TEMPO, BIOGEOGRAFIA E CATEGORIAS NÃO LINEANAS

Uma das tentativas de eliminar o uso arbitrário das categorias nas classificações biológicas foi proposta por Hennig (1966a:180-193). Em seu sistema, seria feita uma associação entre as categorias taxonômicas e a idade de origem dos táxons. Com efeito, a idade absoluta dos táxons forma um sistema completamente ordenado (isto é, uma seqüência linear de níveis, como as categorias). Nesse caso, as categorias passariam a ter um significado evolutivo: o conjunto de táxons de mesma categoria corresponderia aos grupos monofiléticos cujas espécies ancestrais viveram na mesma época! Na proposta de Hennig (1966a), os grupos surgidos no Devoniano seriam classes; os do Carbonífero, ordens; no Cretáceo, famílias. Assim, com base na filogenia do grupo e no conhecimento paleontológico, a classificação de Hennig (1969) dos grandes grupos de insetos seria como a que está no Quadro 9.11 (compare com os Quadros 9.5 e 9.6).

Essa proposta de Hennig (1969) para as categorias teve pouco uso. No entanto, nos casos em que ele foi aplicado, ao menos dentro de um escopo mais restrito, a classificação dos grupos por si permite uma compreensão diferenciada de sua evolução. Hennig (1966) cita que Handlirsch (1925) – um entomólogo com amplo conhecimento de Paleontologia–, procurava construir, nas décadas de 1920 e 1930, classificações que, em vários aspectos, concordavam com princípios das classificações filogenéticas. A classificação de Handlirsch (1925) para os Diptera colocava na mesma categoria ("família") grupos cujas idades eram supostamente próximas (por exemplo, famílias basais de Diptera e Acalyptratae como um todo, que a maioria dos autores separa atualmente em inúmeras famílias diferentes).

Quadro 9.11. Classificação filogenética por subordinação dos grandes grupos de insetos, em que cada categoria lineana está associada à idade absoluta do táxon. O estágio de "Classe" corresponde, na proposta de Hennig (1966), ao Devoniano. A existência de níveis subordinados à categoria Classe (Sub-, Infra-, Micro-) indica que todos esses táxons supostamente surgiram antes do final do Devoniano.

Classe Insecta
Subclasse Entognatha
Infraclasse Diplura
Infraclasse Ellipura
Microclasse Protura
Microclasse Collembola
Subclasse Ectognatha

Matile (1990), em uma grande revisão da família Keroplatidae (Diptera), propôs uma filogenia para as subfamílias, tribos e, em alguns casos, para gêneros ou espécies (Arachnocampinae, Macrocerinae e Keroplatini). Utilizando a análise biogeográfica para inferir a idade dos táxons, além de dados paleontológicos disponíveis, Matile (1990) fez uma reconstrução ampla da evolução do grupo. Ao discutir seu critério de estabelecimento das categorias, Matile (1990:124, 636) procura seguir as recomendações de Hennig (1966), reservando a categoria de família para táxons com origem suposta entre o Triássico e o Cretáceo Inferior, tribo para táxons com origem entre o Cretáceo Superior e o Oligoceno Superior e gênero para táxons com origem a partir do Mioceno. Assim, com a classificação do grupo, é possível recuperar não apenas a filogenia (a hierarquia de táxons), mas também a idade de origem aceita para os táxons.

A proposta de Hennig (1966) para as categorias foram pouco usada, inclusive em trabalhos posteriores dele mesmo (veja, por exemplo, Hennig, 1969, 1973). Há diversas limitações.

(1) A determinação da idade dos táxons é feita na maior parte das vezes com base no registro paleontológico. Para a maioria absoluta dos níveis de generalidade na filogenia dos grupos, não há informação paleontológica suficiente para propor a idade aproximada de origem. Para alguns grupos, não há qualquer informação disponível. Por vezes, todo um grupo grande de organismos tem sua idade mínima indicada apenas por registros de seu grupo-irmão, o que é uma estimativa muito insuficiente.

(2) Em diferentes grupos da classificação, a decisão sobre que categorias lineanas associar aos táxons é feita por critérios distintos tem uma tradição própria. Os táxons que os mastozoólogos costumam chamar de família, por exemplo, são muito mais recentes que os táxons que os entomólogos associam a famílias. Para adotar um sistema único de associação entre categorias e idade de origem, qualquer padronização (mais próximo do conceito "mastozoológico", ou "entomológico", ou "microbiológico" etc.) provocaria mudanças radicais quanto às categorias empregadas na classificação dos grupos. Dificilmente se poderia chegar a algum consenso. Qualquer decisão provocaria, evidentemente, uma reação forte por parte de sistematas mais tradicionais, uma vez que sua implantação alteraria drasticamente o uso das categorias nas classificações já em uso.

(3) O afluxo de informação paleontológica, corrigindo a idade mínima dos grupos, ainda que tendesse a estabilizar o sistema, com a aproximação gradual entre idade mínima de origem e idade real de origem, manteria o sistema instável por tempo demasiadamente longo. Ou seja, por um tempo considerável ainda, devem ocorrer novas descobertas de fósseis mais antigos para todos os grupos, corrigindo sua idade mínima, o que mantém a idade dos táxons mudando. Com isso, suas categorias associadas também mudariam;

(4) Se fossem seguidas, estritamente, as recomendações do sistema, surgiria um número enorme de nomes redundantes. Suponha um táxon que tivesse sua origem no Triássico e antes do Cretáceo tivesse originado doze subgrupos, cada um destes dividindo-se apenas no Mioceno. Esse táxon maior teria um nome correspondente ao nível de família, com doze tribos contendo um gênero (uma vez que o nível genérico é obrigatório no sistema binominal). Ou seja, haveria doze tribos monotípicas. Se tomarmos grupos atualmente pequenos surgidos em períodos muito anteriores, o número de táxons redundantes seria maior. Além disso, não se poderia atribuir as categorias de gênero e espécie a fósseis de grupos extintos antes do Mioceno.

Griffiths (1976) fez uma proposta alternativa. Para evitar o uso das categorias lineanas, com suas complicações, seriam usados nomes baseados nos nomes dos períodos geológicos conhecidos –*Paleotáxon*, *Eotáxon*, *Oligotáxon*, *Miotáxon* e *Pliotáxon*, por exemplo, para grupos originados no Terciário. Essa proposta, assim como a de Hennig (1966), elimina o sentido essencialista da classificação lineana, mas, adicionalmente, evita o emprego das categorias tradicionais. Algumas das limitações do sistema proposto por Hennig (1966), entretanto, mantêm-se. É provável que a falta de percepção de grande número dos sistematas das reais limitações do sistema lineano tenha contribuído para a rejeição dos sistemas de Hennig (1966) e Griffiths (1974a, 1974b, 1976) sem uma discussão mais ampla desses trabalhos.

Uma alternativa mais recente para contornar as limitações das categorias lineanas é o sistema de categorias biogeográficas (Amorim, 1992). A linha de argumentação segue as propostas de Hennig (1966) e de Griffiths (1976), de correlação entre táxons e idade de origem. No entanto, esse sistema tem algumas diferenças.

(1) O sistema de categorias teria como base a evolução biogeográfica dos organismos e não estritamente a idade dos grupos. Espécies e populações evoluem dentro de ecossistemas, que são unidades históricas. Vários (ou a maioria) dos eventos de fragmentação que afetam uma espécie são eventos de vicariância que afetam também outras espécies simpátricas no ecossistema. Assim, o compartilhamento de uma categoria por vários grupos, indicado em uma classificação, significa que suas espécies ancestrais supostamente viviam na mesma área no mesmo período.

(2) Ao invés de se utilizar um nome completo para a categoria, tornando o desenvolvimento do sistema para todos os níveis bastante difícil e "pesado", empregar-se-ia uma abreviatura ou rótulo.

(3) As categorias lineanas tradicionais não seriam eliminadas nem substituídas, mas utilizadas opcionalmente, além das categorias biogeográficas. Isso evita que se tenha dois sistemas diferentes, usando os mesmos nomes, forçando a escolha de um ou outro. Por outro lado, isso permite também um desenvolvimento gradual do novo sistema. Em uma classificação que incorpora esses princípios, sabe-se imediatamente que os táxons que não se fazem acompanhar de categorias biogeográficas são aqueles para os quais ainda não há hipóteses biogeográficas propostas.

(4) O sistema de categorias proposto não é um sistema totalmente ordenado, como o tempo, mas um sistema parcialmente ordenado (do mesmo modo que a hierarquia de táxons).

(5) O sistema não fornece somente a idade do grupo

(indiretamente), mas também a suposta distribuição espacial da espécie ancestral do grupo, incrementando a quantidade e a qualidade de informação que se pode retirar do sistema.

(6) A relação entre o sistema de táxons e o sistema de categorias seria a mesma que a relação entre elemento e sistema –neste caso, entre populações e biomas. Ou seja, o conjunto dos táxons com a mesma categoria biogeográfica corresponderia ao conjunto de grupos monofiléticos descendentes de espécies ancestrais simpátricas. A classificação biológica também passa a incluir, dessa maneira, a história dos ecossistemas.

Para alcançar todas as possibilidades dessa proposta, no entanto, ainda é necessário algum refinamento. Atualmente, nas reconstruções biogeográficas, há uma referência genérica a *áreas* que, obviamente, podem abrigar ecossistemas diferentes em distâncias muito próximas (por exemplo, elementos típicos de matas de restinga, manguezais, elementos de fauna psamófila e elementos marinhos).

Há algumas exigências preliminares para se criar um sistema como esse para uso geral. A primeira, óbvia, é que ele se aplica a grupos para os quais já foi feita uma análise filogenética (uma vez que o sistema deve ter como elementos unidades históricas e não classes). Adicionalmente, é necessário haver uma história biogeográfica para o grupo, *cuja aceitação seja relativamente ampla*. Isso era virtualmente impossível antes do desenvolvimento dos métodos biogeográficos de análise por vicariância (Croizat, 1952, 1958, 1964, 1976; Rosen, 1976, 1978; Platnick & Nelson, 1978; Craw, 1982; Nelson & Platnick, 1981). Com a biogeografia vicariante, no entanto, foi possível discernir entre os casos de disjunção por fragmentação de ambientes e os casos de disjunção individual, por dispersão.

A possibilidade de admitir uma história biogeográfica comum a inúmeros grupos apoia-se na concordância observada para diferentes grupos: (1) dos limites das *áreas ocupadas* por diversas espécies ou grupos supra-específicos; (2) na *seqüência de quebras* entre áreas verificada em diferentes grupos; e (3) na correlação entre a seqüência de quebras entre grupos e a seqüência de quebras geológicas nessa área. Estudos biogeográficos com o método por vicariância (por exemplo, Croizat, 1958, 1964; Platnick, 1976; Rosen, 1978; Humphries, 1981, 1983; Amorim, 1987; Matile, 1990; Amorim & Tozoni, 1995; Amorim & Pires, 1996) e o aproveitamento de dados de outros estudos filogenéticos de grupos com distribuição intercontinental (Brundin, 1966; Munroe, 1974) mostra uma congruência grande nos padrões de distribuição e de fragmentação de vários grupos, resultando em um cladograma de área para as relações intercontinentais bastante consistente para muitos níveis (Fig. 9.5). Ainda que haja dúvidas sobre as relações históricas de algumas áreas, essas dúvidas não afetam as demais áreas, para as quais já há grande congruência entre os resultados obtidos.

Outra exigência é a de um sistema de nomes (no caso, de abreviaturas) para os diversos níveis dos cladogramas de área –as categorias biogeográficas– a ser empregado na classificação. Isso depende de uma padronização em seu emprego. O trabalho original com os princípios desse sistema (Amorim, 1992) continha uma primeira proposta, fundamentada em um cladograma generalizado área, construído com base nos dados de Munroe (1974), Platnick (1976), Rosen (1978), Platnick & Nelson (1978), Amorim (1987) e Amorim & Tozoni (1995). Para as áreas principais envolvidas nos processos tectônicos pós-Triássico, as abreviaturas propostas estão colocadas na Tabela 9.1.

Nem todos os níveis da evolução, entretanto, têm como táxons subordinados grupos com distribuição disjunta. Ou seja, nem sempre um grupo subordinado tem uma distribuição disjunta de seu grupo-irmão, estando às vezes em simpatria parcial ou total em uma mesma área de distribuição. Às vezes, há três ou mais níveis sucessivamente subordinados com distribuição idêntica ou grandemente congruente, cada um dos quais apresenta subgrupos com distribuição efetivamente disjunta. Esses foram denominados por Amorim (1992) como casos de DISTRIBUIÇÃO REPLICADA. Talvez o exemplo mais conhecido é o dos grupos de distribuição circum-antártica com grupo-irmão holártico. É comum que os grupos com essa distribuição tenham de quatro

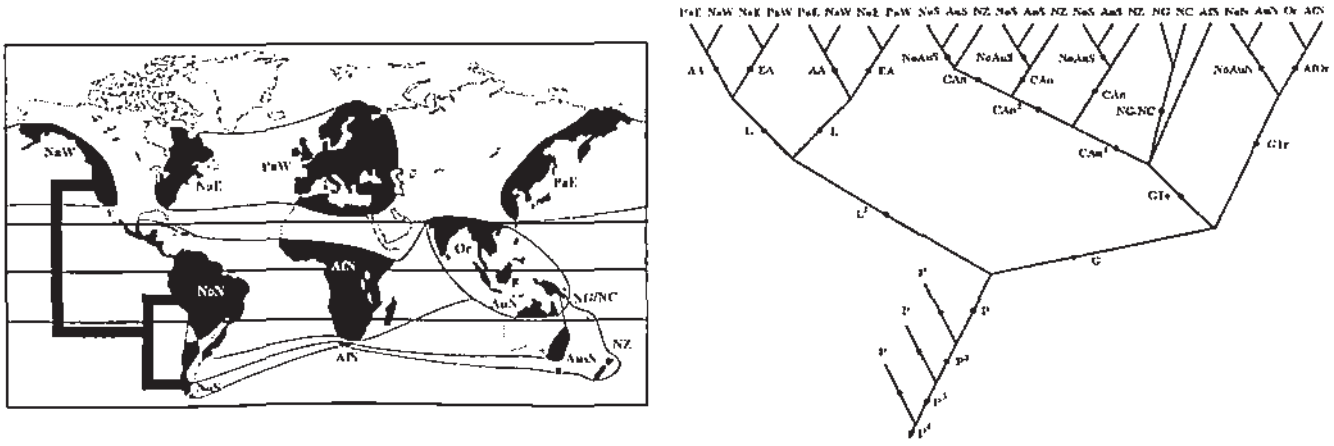


Figura 9.5. Cladograma de área para as relações intercontinentais, proposto com base em diferentes estudos biogeográficos (Munroe, 1974; Platnick, 1976; Rosen, 1978; Humphries, 1981; Amorim, 1982, 1987; Amorim & Tozoni, 1995). Os componentes biogeográficos em cada nível recebem abreviaturas, que são utilizadas como categorias em uma classificação, associadas aos táxons biogeograficamente homólogos relacionados ao componente.

Tabela 9.1. Áreas de endemismo para relações intercontinentais e os rótulos (abreviaturas) propostos para serem utilizados como categorias biogeográficas correspondentes a cada área de endemismo.

Área	Abreviatura
Pangea	P
Laurasia	L
Euramérica	EA
Asiamérica	AA
Paleártica Oriental	PaE
Paleártica Ocidental	PaW
Neártica Oriental	NaE
Neártica Ocidental	NaW
Gondwana	G
Gondwana Temperada	GTe
Sul da África	AfS
Nova Caledônia -Nova Guiné	NGNC
Nova Caledônia	NC
Nova Guiné	NG
Nova Zelândia	NZ
Circum-antártica	CAn
Neotrópica-Australiana Sul	NoAuS
Sul da Austrália	AuS
Sul da Neotropical	NoS
Gondwana Tropical	GTr
Neotrópica-Australiana Norte	NoAuN
Afro-Oriental	AfOr
Neotropical Norte	NoN
Austrália Norte	AuN
Oriental	Or
Afrotropical	AfN

a nove subgrupos, cada um dos quais com representantes na Austrália, na Nova Zelândia e no sul da América do Sul (veja Brundin, 1966).

Esses casos originam-se quando há uma evolução geológica complexa, em que uma área sofre uma fragmentação inicial (com tempo suficiente para haver diferenciação), seguido de fusão secundária entre essas áreas, após o que ocorre a fragmentação que dá origem à disjunção atualmente verificada entre as áreas. Nesses casos, ainda que as áreas ocupadas por grupos sucessivamente inclusivos seja a mesma, não se pode referir aos táxons de todos níveis envolvidos pelo mesmo rótulo biogeográfico, uma vez que se tratam de entidades históricas diferentes. Uma solução seria a utilização de uma categoria biogeográfica para o nível mais recente com subgrupos efetivamente disjuntos, sendo que os níveis mais gerais com essa distribuição replicada receberiam o mesmo nome adicionado de um índice numérico que cresce conforme o número de níveis replicados (veja os exemplos abaixo).

Um outro problema é que a extinção faz com que muitas espécies ancestrais com ampla distribuição só tenham representantes recentes em parte das áreas geradas pela fragmentação da área inicial. Assim, um grupo tipicamente gondwânico, por exemplo, cujo grupo irmão é Laurásico, pode ter representantes hoje apenas no sul da África. Assim, ao associarmos a categoria biogeográfica a um táxon que supostamente teve grupos irmãos extintos em níveis sucessivos (nesse caso, em todo o restante da Gondwana), é necessário indicar que o ramo filético sobrevivente representa a sucessão de espécies ancestrais que viveram em diferentes períodos biogeográficos em áreas mais abrangentes. Um táxon, assim, pode ter os rótulos de diferentes níveis somados (veja os exemplos abaixo).

Uma outra limitação desse sistema é proposição de categorias para táxons cuja origem foi anterior à fragmentação da Pangea. Já há tentativas de reconstruir a história tectônica anterior ao Triássico (veja Young, 1986). No entanto, a obtenção de reconstruções biogeográficas confiáveis para o Paleozóico depende de um volume de dados paleontológicos e geológicos que ainda não está disponível. Para resolver essa limitação, pode-se simplesmente numerar os níveis anteriores, P, P^2, P^3 etc., indicando como casos de replicação na Pangea. Outra possibilidade, seria utilizar uma versão modificada das propostas de Hennig (1966) e de Griffiths (1976), denominando, com base em dados paleontológicos e utilizando as idades mínimas conhecidas para os táxons, os níveis sucessivos anteriores ao Jurássico. Grupos com origem no Triássico poderia ser TR^1, TR^2, TR^3 etc.; para o Permiano, PE^1, PE^2, PE^3; para o Carbonífero, CB^1, CB^2, CB^3 etc.

Uma vantagem da reconstrução biogeográfica é que ela não fornece idade mínima dos grupos, como ocorre com os dados paleontológicos, mas a idade absoluta de cada evento de cladogênese e, portanto, de idade dos grupos. No entanto, as análises biogeográficas resultam em idades muito maiores que as obtidas de dados paleontológicos. Os grupos pré-Triássicos, por outro lado, atualmente só dispõem de dados paleontológicos, não podendo ser trabalhados biogeograficamente.

Finalmente, há a vantagem de que a maneira pela qual esse sistema é construído não interfere no uso das categorias tradicionais. É necessário apenas lembrar que, sendo a reconstrução da história biogeográfica dos grupos uma atividade científica, e não uma decisão normativa, é possível que ocorram eventuais alterações na hipóteses de evolução biogeográfica de um grupo. Essas alterações não provocariam qualquer mudança na estrutura taxonômica dos grupos, mas afetariam apenas as categorias biogeográficas associadas. Nesses casos, os nomes dos táxons, as relações de subordinação e as categorias tradicionais associadas permaneceram sem alteração. Essa propriedade das categorias biogeográficas fornece uma estabilidade excepcional ao sistema, preservando a hierarquia de táxons, de nomes e das categorias lineanas tradicionalmente associadas .

Abaixo, são fornecidos alguns exemplos de aplicação do sistema a grupos de Diptera (Quadros 9.12-15) e de Angiospermas (*Notofagus*, Quadro 9.16). A classificação dos Anisopodoidea é apresentada sob duas alternativas de uso das categorias lineanas, como efetivamente ocorre na literatura do grupo. Ambas incorporam as categorias biogeográficas, de modo que é possível saber quais são os táxons correspondentes em cada uma delas, apesar das mudanças de categorias e de sufixos. No sistema tradicional, nesses casos, é impossível saber exatamente de que grupo monofilético se está tratando sem ter os trabalhos originais em mãos. Isto é, quando um autor usa o nome "Anisopodidae", não é possível saber, sem outras fontes de informação, se o grupo referido corresponde aos Anisopodidae de uma outra classificação ou aos Anisopodinae.

Quadro 9.12. Classificação filogenética dos Anisopodidae utilizando as categorias biogeográficas. Na literatura, há autores que defendem que o grupo deve ser tratado como uma família (com várias subfamílias amplas) e outros que defendem que o grupo deve ser tratado como uma superfamília (com várias famílias). Com o uso das categorias biogeográficas, isso se torna indiferente. Os rótulos biogeográficos indicam quais são os táxons correspondentes.

P^4 Anisopodidae P-G Olbiogastrinae GTc-CAn-NoAuS-NoS Lobogastrini *Lobogaster* *Carreraia* GTr Olbiogastrini AfOr Eogastrina [*Eogaster*] NoAu Olbiogastrina AuN *Austrogaster* NoN *Olbiogaster* P^3 Anisopodinae P Anisopodinae L *Sylvicola* G *Tonnoirina* P^2 Mycetobiinae P-G-GTr Valeseguyini [*Valeseguya*] P Mycetobiini L Mycetobiini [*Mycetobia*] G-GTr Mesochriini AfOr *Mesochria* NoN *Neomesochria*	P^4 Anisopodoidea P-G Olbiogastridae GTc-CAn-NoAuS-NoS Lobogastrinae *Lobogaster* *Carreraia* GTr Olbiogastrinae AfOr Eogastrini [*Eogaster*] NoAu Olbiogastrini AuN *Austrogaster* NoN *Olbiogaster* P^3 Anisopodidae P Anisopodidae L *Sylvicola* G *Tonnoirina* P^2 Mycetobiidae P-G-GTr Valeseguyinae [*Valeseguya*] P Mycetobiinae L Mycetobiinae [*Mycetobia*] G-GTr Mesochriinae AfOr *Mesochria* NoN *Neomesochria*

Esse exemplo mostra a ausência de significado evolutivo das categorias tradicionais. Decisões arbitrárias mudam as categorias associadas a um conjunto de táxons (ainda que a decisão possa ser, de alguma maneira, útil), gerando confusão para o leitor. "Olbiogastrinae", por exemplo, foi utilizado, na primeira classificação, para o táxon **GTr** Olbiogastrinae, enquanto que, na segunda classificação, foi utilizado para o táxon **P-G** Olbiogastrinae. Nessas duas classificações, o nome "Olbiogastrinae" é dado a entidades históricas distintas. Com as categorias biogeográficas, apesar das mudanças de nome, é possível saber que **GTr** Olbiogastrinae e **P-G** Olbiogastrinae não são o mesmo táxon; e que **GTr** Olbiogastrinae e **GTr** Olbiogastrini, das duas classificações, correspondem exatamente à mesma unidade histórica.

A análise das classificações do Quadro 9.12 permite ainda entrever as possibilidades de um uso amplo do sistema. O conjunto de táxons com a mesma categoria biogeográfica corresponde a uma entidade histórica. GTe, por exemplo, indica as espécies ancestrais distribuídas na Gondwana Temperada, antes de sua fragmentação. Nas várias classificações apresentadas aqui, isso inclui Lobogastrini (Anisopodidae), *Nervijuncta*, *Australosymmerus* (Ditomyiidae), *Diamphidicus* (Scatopsidae), *Cerotelion funereum*, *Mallochinus* (Keroplatidae) e as angiospermas *Notofagus* (Fagaceae). Espécies ancestrais desses táxons viviam em uma mesma área, com espécies ancestrais de outros táxons conhecidos. É possível também ter uma primeira aproximação sobre o grau de extinção quando se encontram várias categorias somadas antes do nome de um táxon.

Finalmente, uma das vantagens mais evidentes desse sistema (o que também se aplicaria aos sistemas de Hennig, 1966, e de Griffiths, 1976) é que é possível aplicá-los indistintamente a plantas, animais e microorganismos, que seguem códigos de nomenclatura diferentes, permitindo comparar a informação evolutiva presente nas categorias biogeográficas.

O SISTEMA DE NOMENCLATURA DE PAPAVERO, LLORENTE-BOUSQUETS & ABE (1992A)

A obra de Hennig forneceu um método de reconstrução filogenética, propôs critérios para a construção de classificações que refletissem as relações de parentesco e criou um corpo conceitual de importância revolucionária para as Ciências Biológicas. Contudo, alguns dos problemas dos sistemas de classificação ainda ficaram sem solução dentro de seus trabalhos. Uma parte da confusão foi esclarecida por Griffiths (1974a), que mostrou que há dois princípios para atribuir nomes a táxons nas filogenias. Pode-se (1) denominar as espécies terminais das filogenias e os grupos monofiléticos ou (2) denominar exclusivamente espécies ancestrais e atuais.

Mais recentemente, Papavero & Llorente-Bousquets (1992a, 1993f) e Papavero, Llorente-Bousquets & Abe (1993) avançaram a discussão iniciada por Griffiths (1976a). Eles mostraram que nomes dados a táxons têm sido utilizados indistintamente (inclusive por filogeneticistas) em três sentidos diferentes. O "gênero *Sciara*", por exemplo, pode significar: (1) o conjunto das espécies conhecidas do gênero; (2) o conjunto que inclui a espécie ancestral e todas as espécies descendentes dessa ancestral (incluindo espécies ancestrais intermediárias); e (3) a espécie ancestral desse táxon associado à categoria de gênero. O mesmo problema ocorre com táxons associados a todos os níveis.

O primeiro desses três usos do conceito de táxon corresponde ao sentido lineano. Ele é sempre utilizado quando se refere, em um catálogo, a um determinado gênero, na verdade, fazendo referência a uma lista das espécies recentes e, eventualmente, fósseis conhecidas desse gênero.

Quadro 9.13. Classificação filogenética dos Ditomyiidae (Diptera: Bibionomorpha), utilizando o sistema de categorias biogeográficas associadas a uma classificação por seqüenciação (dados de Munroe, 1974 e Amorim, 1987).

P[2] Ditomyiidae
P *Ditomyia*[*]
L *Ditomyia*
G *Nervijuncta*[*]
GTe-CAn *Nervijuncta*
GTr *Asioditomyia*[**]
AfOr-Or *Asioditomyia*[+]
Asioditomyia
Celebesomyia
NoAuN-NoN *Rhipidita*[+]
Rhipidita
Calliceratomyia
P *Symmerus*[*]
L[*] *Symmerus*
L *Symmerus (Symmerus)*
AA-PaE *S. antennalis*
EA *S. lautus*[*]
NaE *S. lautus*
PaW *S. balticus*[+]
Plesion *S. balticus*
S. annulatus
S. nobilis
L *S. (Psilosymmerus)*
AA *S. coqulus*[+]
NaW *S. coqulus*
PaE *S. brevicornis*[*]
S. brevicornis, sedis mutabilis
S. nepalensis, sedis mutabilis
S. pectinatus, sedis mutabilis
S. fuscicaudatus, sedis mutabilis
S. elongatus, sedis mutabilis
EA-NaE *S. vockerothi*[*]
S. vockerothi
S. uncatus
G *Australosymmerus*
GTe-CAn[*] *A. (Australosymmerus)*[**]
CAn[*] *A. (Australosymmerus)*
CAn *A. (Australosymmerus)*
CAn *A. (Crionisca)*
CAn-NoAuS *A. (Ventrilobus)*[+]
AuS *A. (Ventrilobus)*
NoS *A. (Araeostylus)*
GTr-NoAuN-NoN *Velliocauda*[+]
Velliocauda
Taurus
Calosymmerus
Melosymmerus

Quadro 9.14. Classificação filogenética dos Rhegmoclematini (Diptera: Scatopsidae), utilizando o sistema de categorias biogeográficas associadas a uma classificação por seqüenciação (Amorim, 1994 e Amorim & Haenni, 1997).

P[6] Rhegmoclematini
P[5]GTe-CAn-NoAus-NoS *Holoclema* Amorim & Haenni, 1997
P[5] *Diamphidicus*[*]
P[5]GTe-CAn-NoAuS *Diamphidicus* Cook, 1971
P[4] *Rhegmoclema*[*]
P *Rhegmoclema* Cook, 1955
P[3] *Parascatopse*[*]
P *Parascatopse* Cook, 1955
P[2] *Neurhegmoclemina*[*]
P *Rhegmoclemina*[*]
L *R. Rhegmoclemina* Cook, 1955
G-GTr-NoAuN-AuN *Austroclemina* Cook, 1971
P-G-GTr-NoAuN-NoN *Neurhegmoclemina* Cook, 1955

Quadro 9.15 Classificação filogenética dos Cerotelionina (Diptera: Keroplatidae), utilizando o sistema de categorias biogeográficas associadas a uma classificação por seqüenciação (dados de Matile, 1990, com uma reinterpretação da idade de origem do grupo).

P[4] Cerotelionina
P[3]G-GTr-AfOr-AfN *Tolletia*
P[3] *Ceptelion*[**]
P[2] *Cerotelion*[+]
P *Cerotelion*
L *C. pendleburyi*[*]
G-GTe-CAn-NoAuS *C. funereum*[*]
P-G-GTe-CAn-NoAuS-AuS *Mallochinus*
P *Rocetelion*[+]
L *Rocetelion*
G-GTr-AfOr-Af *Paracerotelion*

Quadro 9.16. Classificação filogenética de *Fagus*[+] (Angiosperma: Fagaceae), utilizando o sistema de categorias biogeográficas associadas a uma classificação por seqüenciação (dados de Humphries, 1981, 1983).

P *Fagus*[+]
L *Fagus*
G-GTe *Notofagus*
NGNC[*] *N. perryi*[+]
NGNC-NG *N. perryi*
NGNC[*] *N. nuda*[+]
NGNC grupo *N. nuda*
NGNC[*] *N. brassii*[+]
NG/NC grupo *brassii*
NG/NC-NC grupo *carrii*
CAn[*] *N. menziesii*[+]
CAn grupo *menziesii, sedis mutabilis*
CAn grupo *fusca, sedis mutabilis*
CAn-NZ grupo *solandri, sedis mutabilis*
CAn grupo *pumilio, sedis mutabilis*

O segundo uso aparece quando há uma referência à filogenia de um táxon de nível genérico cujos táxons terminais sejam as espécies recentes. Em um cladograma desse grupo, estão incluídas a espécie ancestral de todo um grupo, as espécies recentes do grupo e as espécies ancestrais intermediárias. O desenho do cladograma é chamado de "filogenia do *gênero*". Finalmente, o terceiro uso é freqüente quando se representa a filogenia de um grupo supra-genérico cujos táxons terminais sejam "gêneros". Esses táxons terminais, na verdade, representam a espécie ancestral do "gênero".

No sistema de classificação proposto por Papavero, Llorente-Bousquets & Abe (1992), depois desenvolvido por Papavero & Llorente-Bousquets (1993a,b,c,d,e), há várias alterações em relação ao sistema tradicional. Em primeiro lugar, são denominadas apenas espécies e nunca grupos supra-específicos. Em segundo, abandonam-se, em princípio, as categorias lineanas, exceto gênero e espécie. Os binômios de todas as espécies são mantidos, bem como os nomes genéricos, e mantém-se a prioridade dos nomes conforme sua data de publicação, considerando, quando necessário, página e linha. Abandonam-se, também, todos os nomes de

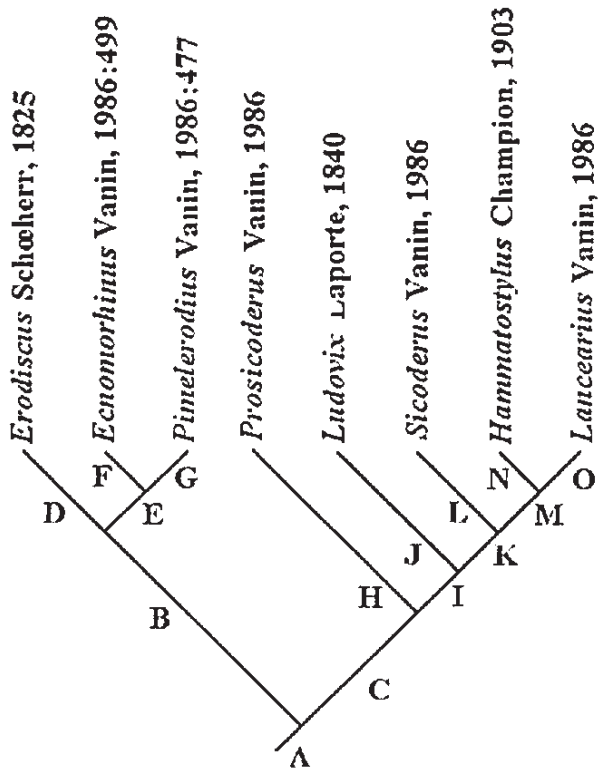


Figura 9.6. Relações filogenéticas entre os "gêneros" de Erodiscini (Coleoptera: Curculionidae) proposta por Vanin (1986).

táxons supra-genéricos, assim como os táxons intermediários entre gênero e espécie (subgêneros).

O objetivo dessas modificações é criar um sistema que tenha apenas espécies –ancestrais e descendentes– denominadas em todos os níveis da filogenia, aproveitando apenas os nomes específicos e genéricos disponíveis na literatura atual. Os nomes das espécies ancestrais dos níveis inferiores ao genérico são erigidos com base no nome das espécies do grupo, evitando uma proliferação desnecessária de nomes novos; o nome das espécies ancestrais de táxons de nível genérico ou supra-genérico, conforme a proposta original (Papavero & Llorente-Bousquets 1993a), é erigido com base nos nomes genéricos. A denominação das espécies ancestrais faz-se utilizando-se, de cada par de espécies-irmãs recentes, o nome mais antigo da literatura, adicionado de um índice "-1" para cada nível mais abrangente. Os nomes das espécies ancestrais seguem os nomes das espécies atuais em termos de prioridade. Esse mesmo raciocínio aplica-se ao nível genérico.

Papavero, Llorente-Bousquets & Abe (1992) utilizam dois exemplos, ambos construídos a partir da análise filogenética dos Erodiscini, uma tribo de Curculionidae (Vanin, 1986). Em um dos exemplos, são mostradas as relações intergenéricas em Erodiscini; em outro, as relações interespecíficas do gênero *Sicoderus*.

A classificação dos gêneros de Erodiscini (veja a Fig. 9.6) feita nesse sistema está apresentada no Quadro 9.17[1]. A classificação das espécies de *Sicoderus* (veja Fig. 9.7) está apresentada no Quadro 9.18.

Esse sistema tem como desvantagem mais óbvia a necessidade de substituição de um número grande de nomes

Quadro 9.17. Classificação filogenética dos Erodiscini, utilizando a proposta de Papavero, Llorente-Bousquets & Abe (1992) para a filogenia proposta por Vanin (1986) para o grupo (Fig. 9.6). Cada linha corresponde a um par de grupos irmãos. No trabalho original de Papavero, Llorente-Bousquets & Abe (1992:12), há alguns equívocos nos cladogramas utilizados para o grupo em relação ao trabalho de Vanin (1986). Aqui são utilizados os cladogramas originais, com a classificação correspondente. Ainda, a filogenia das espécies de *Sicoderus* foi erroneamente referida como da espécies de *Prosicoderus*.

1. *Erodiscus*$_{-2}$ Schœnherr, 1825
2. *Erodiscus*$_{-1}$ Schœherr, 1825 : *Ludovix*$_{-1}$ Laporte, 1840
3. *Erodiscus* Schœnherr, 1825 : *Pimelerodius*$_{-1}$ Vanin, 1986
4. *Pimelerodius* Vanin, 1986:477 : *Ecnomorhinus* Vanin, 1986:499
5. *Ludovix*$_{-1}$ Laporte, 1840 : *Prosicoderus* Vanin, 1986
6. *Ludovix* Laporte, 1840 : *Hammatostylus*$_{-2}$ Champion, 1903
7. *Sicoderus* Vanin, 1986 : *Hammatostylus*$_{-1}$ Champion, 1903
8. *Hammatostylus* Champion, 1903 : *Lancearius* Vanin, 1986

já em uso. No entanto, as opiniões de Griffiths (1974a) parecem mostrar que não é possível utilizar o sistema lineano fora de um contexto essencialista. Assim, não haveria muitas alternativas senão o desenvolvimento de um sistema de classificação que, em maior ou menor grau, será semelhante ao de Papavero, Llorente-Bousquets & Abe (1992). É evidente, como foi comentado, que o uso de nomes com

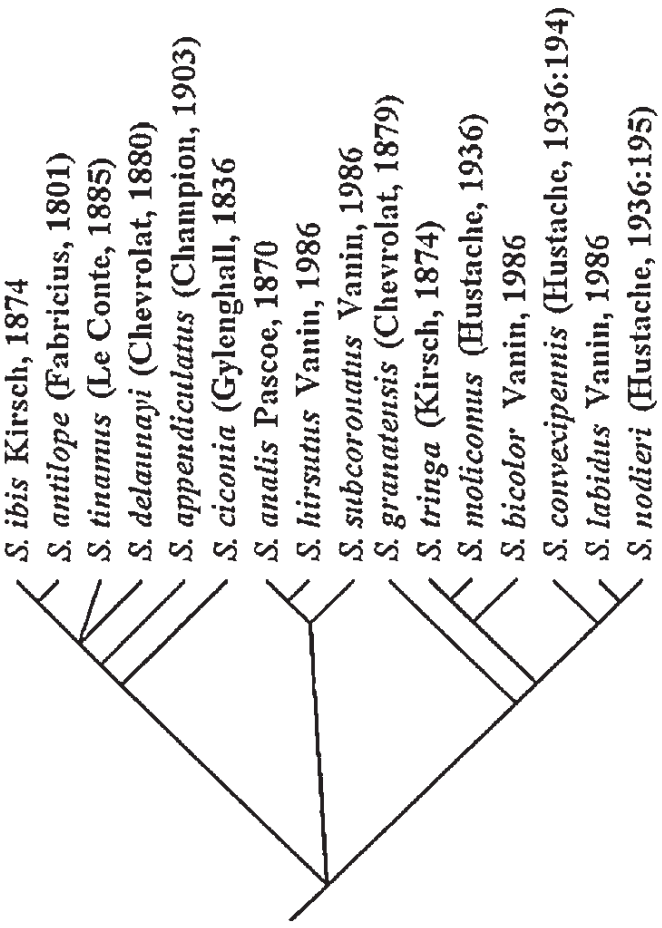

S. ibis Kirsch, 1874
S. antilope (Fabricius, 1801)
S. tinamus (Le Conte, 1885)
S. delaunayi (Chevrolat, 1880)
S. appendiculatus (Champion, 1903)
S. ciconia (Gylenghall, 1836
S. analis Pascoe, 1870
S. hirsutus Vanin, 1986
S. subcoronatus Vanin, 1986
S. granatensis (Chevrolat, 1879)
S. tringa (Kirsch, 1874)
S. moliconus (Hustache, 1936)
S. bicolor Vanin, 1986
S. convexipennis (Hustache, 1936:194)
S. labidus Vanin, 1986
S. nodieri (Hustache, 1936:195)

Figura 9.7. Filogenia das espécies de *Sicoderus* (Curculionidae: Erodiscini), proposta por Vanin (1986).

Quadro 9.18. Classificação filogenética de *Sicoderus*, utilizando a proposta de Papavero, Llorente-Bousquets & Abe (1992) para a filogenia proposta por Vanin (1986) para o grupo (Fig. 9.7).

1. *S. antilope*$_{-5}$
2. *S. antilope*$_{-4}$ (Fabricius, 1801) : *S. analis*$_{-2}$: *S. tringa*$_{-4}$ (Kirsch, 1874)
3. *S. antilope*$_{-3}$ (Fabricius, 1801) : *S. ciconia* (Gylenghall, 1836)
4. *S. antilope*$_{-2}$ (Fabricius, 1801) : *S. appendiculatus* (Champion, 1903)
5. *S. antilope*$_{-1}$ (Fabricius, 1801) : *S. delaunayi* (Chevrolat, 1880): *S. tinamus* (Le Conte, 1885)
6. *S. antilope* (Fabricius, 1801) : *S. ibis* Kirsch, 1874
7. *S. analis*$_{-1}$ Pascoe, 1870 : *S. subcoronatus* Vanin, 1986
8. *S. analis* Pascoe, 1870 : *S. hirsutus* Vanin, 1986
9. *S. tringa*$_{-3}$ (Kirsch, 1874) : *S. granatensis* (Chevrolat, 1879)
10. *S. tringa*$_{-2}$ (Kirsch, 1874) : *S. convexipennis*$_{-1}$ (Hustache: 1936)
11. *S. tringa*$_{-1}$ (Kirsch, 1874) : *S. bicolor* (Vanin, 1986)
12. *S. tringa* (Kirsch, 1874) : *S. molicomus* (Hustache, 1936)
13. *S. convexipennis* (Hustache: 1936:194) : *S. nodieri*$_{-1}$ (Hustache, 1936:195)
14. *S. nodieri* (Hustache, 1936) : *S. labidus* Vanin, 1986

índices numéricos negativos na comunicação fluente torna-se difícil. Contudo, talvez se possa utilizar na linguagem natural os nomes de táxons do sistema lineano, desde que estejam própria e precisamente ligado a um nome no sistema proposto. Por exemplo, a espécie ancestral de todo o táxon que inclui os gêneros do grupo da Figura 9.6 seria:

Erodiscus$_{-2(TR)}$,

que no sistema tradicional recebe a categoria de tribo – Erodiscini. A espécie ancestral do táxon que inclui todas as espécies recentes de um dos "gêneros" (*Sicoderus*) seria:

Sicoderus antilope$_{-5(G)}$.

Por outro lado, sendo um sistema de subordinação, há uma instabilidade grande dos nomes dos táxons com o surgimento de novos ramos anteriormente desconhecidos na filogenia ou quando há modificações na proposta filogenética para o grupo.

O sistema tem duas outras desvantagens. Primeiramente, não elimina a arbitrariedade da escolha dos níveis aos quais são aplicadas as categorias gênero e espécie. A atribuição da categoria gênero é arbitrária. A aplicação da *categoria* espécie (que leva à atribuição de binômios) também é arbitrária e sua associação a unidades monofiléticas (ao nível da espécie biológica, a grupo de espécies ou ao nível de população) não resolve outros problemas.

O outro aspecto é que uma classificação como essa só pode ser criada, do nível de gênero em direção aos níveis de maior generalidade. Se não houver estudos filogenéticos para todos os gêneros de um conjunto de famílias e se não tiver sido desenvolvida uma classificação dentro desse sistema para todos os gêneros, não será possível fazer uma classificação acima do nível de família. Estes e outros problemas começam a ser resolvidos com um conjunto de artifícios e convenções adicionais propostos por Papavero & Llorente-Bousquets (1993a,b,c,d,e).

Bibliografia Recomendada

Amorim, D.S. 1982a. Classificação por seqüenciação: Uma proposta para a denominação dos ramos retardados. *Revta. bras. Zool. 1*(1):1-9.

Amorim, D.S. 1987. *Refúgios quaternários e mares epicontinentais: Uma análise de modelos, métodos e reconstruções biogeográficas para a região Neotropical, incluindo o estudo de grupos de Mycetophiliformia (Diptera: Bibionomorpha)*. Tese de Doutoramento, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Amorim, D.S. 1992. An empirical system of ranking biological classifications using biogeogeographical components. *Revta. bras. Entom. 36*(2):281-292.

Amorim, D.S. 1994. Group*: An additional artifact for phylogenetic sequenced classifications. *Revta. nordest. Biol. 8*(1):35-38.

Amorim, D.S. & S.H.S. Tozoni. 1995. A phylogenetic and biogeographical analysis of the Anisopodoidea (Diptera: Bibionomorpha), with an area cladogram for intercontinental relationships. *Revta. bras. Entom. 38*(3/4):517-543.

Christoffersen, M.L. 1988. Genealogy and phylogenetic classification of the world Crangonidae (Crustacea, Caridea), with a new species and new records for the southwestern Atlantic. *Revta. nord. Biol. 6*(1):43-59.

Farris, J.S. 1976b. Phylogenetic classification of fossils with Recent species. *Syst. Zool. 25*:271-282.

Griffiths, G.C.D. 1974a. Some fundamental problems in biological classification. *Syst. Zool. 22*:338-343.

Griffiths, G.C.D. 1974b. On the foundations of biological systematics. *Acta Biotheoretica 23*:85-131.

Griffiths, G.C.D. 1976. The future of the Linnean nomenclature. *Syst. Zool. 25*:168-173.

Hennig, W. 1966a. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill. University of Illinois Press.

Hennig, W. 1975. "Cladistic analysis or cladistic classification?": A reply to Ernst Mayr. *Syst. Zool. 24*:244-256.

Nelson, G. 1972. Phylogenetic relationship and classification. *Syst. Zool. 21*(2):227-231.

Nelson, G. & N. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.

Papavero, N. & J.M. Abe. 1992. Funciones que preservan orden y categorías lineanas. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 5*:39-74.

Papavero, N., J. Llorente-Bousquets & J.M. Abe. 1992a. Un nuevo sistema de nomenclatura para la Sistemática Filogenética. I. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 5*:1-20.

Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. 1992b. El uso equívoco del concepto de 'género' en Sistemática Filogenética. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 5*:31-38.

Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. 1993a. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la Sistemática Filogenética. II. filogenias con fusión de especies. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 6*:1-28.

Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. 1993b. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la Sistemática Filogenética. III. la cuestión de los híbridos. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 6*:29-42.

Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. 1993c. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la Sistemática Filogenética. IV. especies polipátridas y especies fósiles. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 6*:43-60.

Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. 1993d. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la Sistemática Filogenética. V: 'Las

categorías supraespecíficas'. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 6*:1-46.

Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. 1993e. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la Sistemática Filogenética. VI: La cuestión de los 'subgéneros' . *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 6*:43-60.

Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. 1993f. El uso equívoco del concepto de género en Sistemática Filogenética. III. ¿cómo y por qué se equivocó Hennig?. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 6*:61-82.

Papavero, N.; J. Llorente-Bousquets & J.M. Abe. 1993. El uso equívoco del concepto de género en Sistemática Filogenética. II. implicaciones biogeográficas. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 6*:61-82.

Patterson, C. & D.E. Rosen. 1977. Review of ichthyodectiform and other Mezosoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bull. Am. Mus. nat. Hist. 158*:81-172.

Platnick, N.I. 1976. *Drifting spiders of drifting continents?* Vicariance biogeography of the spider family Laroniidae (Araneae: Gnaphosidae). *Syst. Zool. 25*:101-109.

Platnick, N.I. 1977d. The hypochiloid spiders: a cladistic analysis, with notes on the Atypoidea (Arachnida, Araneae). *Amer. Mus. Novitates 2627*:1-23.

Platnick, N.I. & G. Nelson. 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool. 27*(1):1-16.

Rosen, D.E. 1976. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst. Zool. 24*: 431-464.

Rosen, D.E. 1978. Vicariant patterns and historical explanations in biogeography. *Syst. Zool. 27*:159-188.

Wiley, E.O. 1979. An annotated Linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Syst. Zool. 28*:308-337.

Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*.New York, John Wiley & Sons.

Bibliografia Adicional

Amorim, D.S. 1994. A new supragenerie classification of the Scatopsidae (*Diptera: Psychodomorpha*). *Iheringia, Zoologia (77)*:107-112.

Amorim, D.S. MS. Phylogenetic systematics of the Scatopsidae (Diptera: Psychodomorpha).

Amorim, *D.S. & J.-P. Haenni. 1992. A new species of Psectrasciara* Kieffer from East Siberia belonging to the *scatopsiformis*-group species (Diptera, Scatopsidae). *Mitt. Schw. ent. Ges. 65*(4):363-367.

Asilock, P.D. 1974. The uses of cladistics. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 5*:81-99.

Brundin, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidence by chironomid midges, with a monograph to the subfamilies Podominae and Aphroteniinae, and the Austral Heptagyeae. *K. svenska Vetesk.-Akad. handl. 11*(1):1-472.

Craw, R.C. 1982. Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: A radical view. *Syst. Zool. 31*(3):304-316.

Croizat, L. 1952. *Manual of Phytogeography*. The Hague, W. Junk.

Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Caracas, published by the author.

Croizat, L. 1964. *Time, space, form: The biological synthesis*. Caracas, published by the author.

Croizat, L. 1976. *Biogeografía analítica y sintética ("Panbiogeografía") de las Américas*. Biblioteca de la Academia de Ciências Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela 15-16, 455-890.

Dupuis, C. 1984. Willi Hennig's impact on taxonomic thought. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 15*:1-24.

Ghiselin, M.T. 1966a. An application of the theory of definitions to systematic principles. *Syst. Zool. 15*:127-130.

Ghiselin, M.T. 1966b. On psychologism in the logic of taxonomic controversies. *Syst. Zool. 15*:207-215.

Gregg, J.R. 1950. Taxonomy, language, and reality. *Am. Nat. 74*:419-435.

Gregg, J.R. 1954. *The language of taxonomy. An application of symbolic logic to the study of classificatory systems*. New York.

Handlirsch, A. 1925. Die systematischen Grundbegriffe und Phylogenie und Stammesgeschichte. *In*: Schröder, C. (ed.), *Handbuch der Entomologie, Band III*. Jena.

Hennig, W. 1966b Diptera fauna of New Zealand as a problem in systematics and zoogeography. *Pacif. Insects Monographs 9*:1-81.

Hennig, W. 1969. *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Frankfurt am Main, Seckenberg-Buch. [1981. *Insect Phylogeny*.

Hennig, W. 1973. Diptera (Zweiflüger). *In*: Helmcke, J.G. *et allii* (eds.), *Handbuch der Zoologie*, Bd. 4: Arthropoda, 2. Hälfter: Insecta. 2. Aufl., 2 Teil: Spezielles. Walter de Gruyter, Berlin.

Humphries, C.J. 1981. Biogeographical methods and the southern beeches (Fagaceae: *Nothofagus*), pp. 177-207. *In*: Funk, V.A. & D.R. Brooks (eds.), *Advances in Cladistics: Proceedings of the first meeting of the Willi Hennig Society*. New York Botanical Garden, New York.

Humphries, C.J. 1983. *Biogeographical explanations and the southern* beeches, p. 335-365. *In*: Sims, R.W., J.C. Price & P.S. Whalley (eds.), *Evolution, time, and space: The emergence of the biosphere*. London, Academic Press.

Humphries, C.J. & L. Parenti. 1986. *Cladistic biogeography*. Oxford, The University Press.

Lovtrup, S. 1977. *Phylogeny of Vertebrata*. John Wiley & Sons, Inc., New York.

Matile, L. 1990. Recherches sur la systématique et l'évolution des Keroplatidae (Diptera, Mycetophiloidea). *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*:1-682.

Munroe, D.D. 1974. The systematics, phylogeny, and zoogeography of *Symmerus* Walker and *Australosymmerus* Freeman (Diptera: Mycetophilidae: Ditomyiinae). *Mem. ent. Soc. Canada 92*:1-183.

Nelson, G. 1970. "Cladism" as a philosophy of classification. *Syst. Zool. 19*:373-376.

Nelson, G. 1979. *Cladistic analysis and synthesis: Principles and definitions*, with a historical note on Adanson's *Familles des Plantes* (1763-1764). *Syst. Zool. 28*:1-21.

Panchen, A.L. 1992. *Classification, evolution and the nature of biology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets. 1992a. Un nuevo concepto en Biología Comparada: el 'eidoforonte'. *Publ. esp. Mus. Zool. UNAM 5*:21-30.

Papavero, N. & J. Llorente-Bousquets (organizadores). 1993g. *Principia phylogenetica. Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen I. Conceptos básicos de la taxonomía: una formalización*. UNAM, México, D.F.

Patterson, C. 1982. Classes and cladists or individuals and evolution. *Syst. Zool. 31*:284-286.

Platnick, N.I. 1979. Phylosophy and the transformation of cladistics. *Syst. Zool. 28*:537-546.

Platnick, N.I. 1982. Defining characters and evolutionary groups. *Syst. Zool. 31*:282-284.

Platnick, N.I. 1985. Phylosophy and the transformation of cladistics revisited. *Cladistics 1*:87-94.

de Queiroz, K. 1988. Systematics and the Darwinian revolution. *Phil. Sci. 55*:238-259.

de Queiroz, K. & J. Gauthier. 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. *Syst. Zool. 39*(4):307-322.

Ridley, M. 1986. *Evolution and classification: The reformation of cladism*. Longman, London.

Rohdendorf, B.B. 1991. Order Diptera, p. 444-502. *In*: Rohdendorf, B.B. (ed.), *Fundamentals of Paleontology*, Vol. 9, Arthropoda, Tracheata, Chelicerata. Smithsonian Institution Libraries and National Science Foundation, Washington, D.C.

Tozoni, S.H.S. 1989. *Análise filogenética do gênero* Olbiogaster *(Diptera: Anisopodidae)*. Masters' thesis, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa.

Vanin, S.A. 1986. Systematics, cladistic analysis, and geographical distribution of the tribe Erodiscini (Coleoptera, Curculionidae, Otidocephalinae). *Revta. bras. Entom. 30*:427-670.

Young, G.C. 1986. Cladistic methods in Paleozoic continental *reconstructions. J. Geology 94*:523-537.

Capítulo 10
Ordenação do Conhecimento Biológico

"Agora é evidente que, se tratássemos de cada espécie independentemente do restante, seríamos freqüentemente obrigados a repetir as mesmas afirmações de novo e de novo; pois cavalo, cão e homem apresentam, todos e cada um, cada um dos fenômenos enumerados. Uma discussão, portanto, dos atributos de cada espécie, separadamente, envolveria necessariamente repetições freqüentes de caracteres, eles mesmos idênticos e recorrentes em animais particularmente distintos." (Aristóteles, *On the Parts of Animals*, Book I, 1)

A área que mais avançou com a disponibilidade de filogenias bem feitas é a Biogeografia. O uso de análises filogenéticas em Biogeografia, embora ainda tenha muito a avançar, já permite fazer reconstruções da evolução biogeográfica de grandes áreas e reconstruções da evolução biogeográfica de grupos taxonômicos particulares. O perfil da evolução biogeográfica proposta para os grandes grupos atualmente difere profundamente das reconstruções dispersionistas existentes até a década de 50. Faça-se justiça a León Croizat: a execução dessas reconstruções biogeográficas apenas foi possível com o desenvolvimento de uma metodologia de análise biogeográfica que incorpora o conceito de vicariância e que trabalha com o estudo da congruência entre padrões de distribuição de diferentes grupos e a comparação desses padrões com a história geológica. A base de dados da Biogeografia, no entanto, é importante notar, sempre provém da Sistemática. A precisão e o refinamento das reconstruções biogeográficas são diretamente dependentes do rigor das reconstruções filogenéticas dos grupos estudados.

A compreensão de séries de transformação e o estabelecimento de relações de parentesco permitiu começar a lançar luz sobre outras áreas de conhecimento, além da Biogeografia. A área de resultados mais atraentes talvez seja a Ecologia Histórica. A Etologia Comparada tem tido progressos consideráveis quando emprega métodos de análise filogenética. A Biologia Molecular usa técnicas filogenéticas para reconstruir filogenias dos grupos com base em seqüências de aminoácidos e de bases em ácidos nucléicos.

Uma das maiores contribuições de Hennig, no entanto, parece ser ainda mais básico. Uma sistemática com base filogenética fornece os meios para superarmos a visão comum a respeito da diversidade biológica, que não tem uma dimensão temporal e que não compreende a questão das relações entre as espécies atuais através de espécies ancestrais. Na visão tradicional, todas as características de uma espécie "pertencem" a ela. O ensino de Zoologia e de Botânica, mesmo para crianças do Ensino Fundamental e Médio, dentro um enfoque filogenético, torna-se extremamente interessante, ágil e integrador. Não há como negar que o ensino tradicional de Zoologia e Botânica pode ser muito cansativo e pouco eficiente e essa é uma área em que a abordagem filogenética resulta em experiências excelentes (veja, por exemplo, Amorim *et al.*, 1999, 2002).

Em síntese, o efeito da metodologia filogenética sobre a Biologia é o de *ordenar* nosso conhecimento sobre a diversidade desde um prisma das relações de parentesco. Isso não necessariamente uma novidade na Sistemática. A frase de Aristóteles em epígrafe mostra que, na antigüidade clássica, já se percebia que era possível *ordenar* o conhecimento biológico, ao invés de apresentá-lo linearmente. No entanto, a compreensão filogenética criou não apenas uma explicação para a hierarquia de semelhanças, mas também resolveu os conflitos na geração de um sistema que não era capaz de discernir entre plesiomorfias, apomorfias, homoplasias e reversões. Essa ordenação permite a compreensão das relações de ancestralidade comum entre espécies e à determinação das relações de precedência histórica entre condições de caracteres ou estruturas homólogas. Na verdade, *todo o conhecimento biológico pode ser expresso sob um enfoque filogenético.*

A ordenação ou reordenação do conhecimento biológico sob o ponto de vista filogenético implica em alguma alteração de nomes tradicionais. Implica também em algum redirecionamento em linhas de pesquisa de áreas comparativas da Biologia. Por exemplo, as relações entre os vários grupos de bactérias e entre as bactérias e os vários grupos de eucariotos apenas agora começam a ser melhor determinadas. "Procaryota" e "Protozoa" correspondem nomes de grupos merofiléticos. Esses nomes não informam a seqüência de surgimento dos vários grupos de bactérias e protozoários e suas relações com grupos mais complexos (como Metazoa, Fungi e Plantae). Ainda que não seja essa a intenção, por corresponderem a grupos merofiléticos, esses nomes acabam por obscurecer para o leitor o conhecimento da diversidade dentro de cada um deles. Atualmente, não se pode estudar a filogenia de bactérias sem considerar os eucariotos e não se pode estudar as relações filogenéticas entre os eucariotos unicelulares sem considerar os multicelulares.

Do ponto de vista dos caracteres, a ordenação resulta na determinação precisa do nível de origem de todas as características dos organismos. Por exemplo, muitas características presentes na espécie humana surgiram muito abaixo na evolução dos primatas, dos mamíferos e mesmo dos animais. Embora *estejam* no homem, essas características não *pertencem* ao homem. Essa informação em algumas situações pode ser importante em biotecnologia (Amorim & Amorim, 1992). A determinação do nível evolutivo do surgimento das enzimas encontradas na espécie humana e

dos mecanismos de controle ontogenético, por exemplo, permitiria que fossem feitos testes de reação imunológica ou de toxidade utilizando outros sistemas biológicos antes de sua aplicação no homem. Esse tipo de teste já é realizado, obviamente, mas a ausência de conhecimento filogenético preciso faz com que muitos desses testes tenham seus resultados analisados de modo deficiente ou que tenham um poder de previsão muito restrito. A informação filogenética pode fornecer, igualmente, subsídios importantes para decisões relativas a transplantes de órgãos ou tecidos de outras espécies.

Já foi dito que as "doenças humanas" são tão antigas quanto o homem, não mais, pois antes não havia seres humanos em que essas doenças pudessem estar! Esse é o caso extremo de interpretação não evolutiva de casos de co-evolução: não se reconhece que muitas das doenças assim chamadas "humanas" estavam presentes em ancestrais anteriores à origem do homem. Não é feita uma conexão entre a história dos hospedeiros (incluindo a espécie humana) e a história dos parasitas.

Um dos exemplos mais claros desse tipo de potencial são os Trypanosomatidae, grupo de flagelados que inclui espécies de vida livre, espécies parasitas de invertebrados e espécies com ciclo de vida complexo, que pode envolver um invertebrado e uma planta ou um invertebrado e um vertebrado. Há casos em que o hospedeiro invertebrado foi eliminado, uma condição muito apomórfica. Os hospedeiros intermediários invertebrados podem ser hirudíneos, hemípteros, muscóideos ou flebotomíneos. As doenças causadas por esses parasitas são a doença-de-Chagas, a leishmaniose, a doença-do-sono, várias tripanosomíases de animais domésticos e silvestres etc.. Essas doenças às vezes têm mais de uma forma regional (indicando que podem ser causadas por *espécies* diferenciadas de tripanossomas e não por "cepas"). Há um grande número de doenças causadas por espécies com biologias distintas que pertencem a esse táxon, Trypanosomatidae. Em alguns dos casos, a afecção lesiona o tecido dérmico (como em certas leishmanioses), em outros, afeta o tecido nervoso (como na doença-do-sono) e, em algumas formas mais agressivas da doença-de-Chagas, além de atacar o tecido nervoso, pode alcançar o sistema digestivo e o coração. Apesar das diferenças, esses parasitas pertencem a um grupo monofilético e certamente têm caracteres enzimáticos comuns que, potencialmente, podem ser alvo de ações farmacológicas. Desse modo, ao invés de se buscarem soluções para cada uma das manifestações isoladas das espécies ou "cepas" da família (as *autapomorfias*), poder-se-ia buscar fármacos que atacassem para caracteres compartilhados (*arqueomorfias* ou sinapomorfias de níveis inferiores). É evidente que a reconstituição filogenética não resolve o problema farmacológico; tampouco concerne ao filogeneticista a obtenção de fármacos. Contudo, a análise filogenética ordena a informação disponível sobre caracteres compartilhados e orienta os trabalhos de busca de ação farmacológica e imunológica de alcance mais amplo. Raciocínio semelhante pode ser aplicado a qualquer outro grupo de parasitas responsável por afecções, como vírus, outros protozoários, fungos ou metazoários. De fato, muitas das conclusões importantes sobre a AIDS levam em consideração a filogenia das várias formas do HIV e de outros vírus próximos. Os estudos sobre a filogenia das formas de HIV talvez sejam a demonstração mais clara do alcance e da importância da visão filogenética em um contexto aplicado.

A existência de limitações, de um ponto de vista filogenético, na maneira usual de trabalhar a informação em estudos de imunologistas e farmacologistas não significa que essas áreas de pesquisa não tenham tido uma preocupação evolutiva. Significa apenas que elas sofrem das mesmas limitações que a Sistemática sofria antes do desenvolvimento da análise filogenética, quando *toda a discussão sobre relacionamento genealógico entre espécies e evolução de caracteres era realizada sem um método consistente*. Haveria uma eficiência muito maior no estudo de várias áreas da Biologia se a ferramenta filogenética fosse bem utilizada.

Um outro exemplo muito interessante das conseqüências do reordenamento do conhecimento biológico está no trabalho de Ferrarezzi & Gimenez (1996). Tradicionalmente, os Chiroptera eram vistos como derivados diretamente de um "ancestral insetívoro", nas propostas tradicionais de evolução dos mamíferos. Considerando que, entre os morcegos, há espécies insetívoras e com outros hábitos alimentares, tomou-se a insetivoria como a condição do plano básico do grupo, a partir do qual todos os demais hábitos alimentares teriam surgido. Há vários problemas aqui. Um deles é que a insetivoria em morcegos está associada à presença de um sistema de sonar, mas alguns morcegos não insetívoros são desprovidos de sonar. Logo, seguindo a interpretação tradicional, a evolução do grupo teria que começar com um hábito insetívoro sem um sonar (quase impossível) ou originar uma estrutura complexa como um sonar que seria perdida secundariamente, à medida que os grupos mudassem seu hábito alimentar. Outro problema era a falta de filogenias que sustentassem essas interpretações, tanto nas relações entre os Chiroptera, quanto com os outros grupos de mamíferos. A aplicação da metodologia de análise filogenética para o estudo das relações de parentesco em mamífero nos últimos anos permite reverter essa interpretação. Primeiramente, os Chiroptera não têm, como seu táxon mais próximo, um grupo insetívoro quanto ao hábito alimentar (veja a Fig. 10.1). Os Dermoptera são aceitos atualmente como o grupo-irmão de Chiroptera e são herbívoros. Em um nível inferior, os Volitantia (Dermoptera + Chiroptera) formam um grupo monofilético com Primates e Scandentia, que são omnívoros. Isso praticamente elimina a possibilidade de que a insetivoria em Chiroptera seja uma condição herdada de níveis inferiores na filogenia dos mamíferos. Em segundo lugar, sobrepondo os hábitos alimentares aos principais ramos da filogenia de Chiroptera, fica patente que a condição insetívora é uma sinapomorfia de Microchiroptera e não uma sinapomorfia dos Chiroptera como um todo. A partir dessa condição de insetivoria, surgem secundaria e independentemente os hábitos carnívoro (três vezes independentemente), piscívoro (duas vezes), secundariamente omnívoro, além do surgimento independente de frugivoria e nectarivoria. É interessante observar que um dos grupos não insetívoros de Megachiroptera que vive em caverna também tem um sistema de sonar, mas em que o som é produzido de modo diferente.

Isso mostra que provavelmente a origem do sonar está associada ao hábito cavernícola e que, apenas secundariamente, o sonar foi utilizado na alimentação. Há outras inferências extremamente interessantes sobre a evolução do comportamento e da própria morfologia associadas à evolução da alimentação. Esse exemplo mostra que a informação filogenética permite uma compreensão detalhada da evolução do conjunto de características das espécies –da morfologia à alimentação e à bioquímica– e não apenas das relações de parentesco entre os grupos.

A compreensão da evolução de aspectos comportamentais, morfológicos e fisiológicos da socialidade em abelhas, incluindo o nível de surgimento do mel e de própolis na filogenia (Noll, 2002), é um outro exemplo interessante de aplicação em um contexto externo à sistemática da ferramenta filogenética.

A fisiologia animal comparada talvez seja a área fora da sistemática que mais avança atualmente na incorporação de métodos e técnicas filogenéticas e se beneficia de seus resultados, embora sua aplicação ainda não seja uma prática generalizada. Alguns fisiologistas (Huey, 1997) recomendam explicitamente o uso da filogenia de um grupo para a construção de um protocolo de estudo comparativo em fisiologia, ajudando na seleção de espécies para estudo e na interpretação dos resultados obtidos. Vários trabalhos de fisiologia comparada têm incorporado essa abordagem, mostrando resultados às vezes bastante discordantes das interpretações tradicionais (em especial, Huey, 1987; Garland & Adolph, 1994; Garland & Carter, 1994; Lauder *et al.*, 1995).

Bibliografia Recomendada

Amorim, D.S. & D.S. Amorim, 1992. Phylogenetic approaches to the study of immunology and parasitology: Some comments on potential research programs. *Brazilian J. Med. Biol. Res. 25*(10):967-971.

Brooks, D.R. 1981. Hennig's parasitological method: A proposed solution. *Syst. Zool. 30*:229-249.

Brooks, D.R. 1985. Historical ecology: A new approach to studyig the evolution of ecological associations. *Ann. Mo. Bot. Gard. 72*:660-680.

Brooks, D.R. & D. McLennan. 1991. *Phylogeny, ecology, and behaviour*. The University of Chicago Press, Chicago and London.

Ferrarezzi, H. & E.A. Gimenez. 1996. Systematic patterns andd the evolution of feeding habits in Chiroptera (Mammalia: Archonta). *J. Comp. Biol. 1*(3/4):75-94.

Garland, T., Jr. & S.C. Adolph. 1994. Why not to do two-species comparative studies: limitations on inferring adaptation. *Physiol. Zool. 67*:797-828.

Garland, T., Jr. & P.A. Carter. 1994. Evolutionary physiology. *Annu. Rev. Phys. 56*:579-621.

Hennig, W. 1966a. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill. University of Illinois Press.

Huey, R. 1987. Phylogeny, history, and the comparative method, p.76-98. *In*: Feder, M.E.; A.F. Bennett; W.W. Burggren & R. B. Huey, (eds.), *New Directions in Ecological Physiology*. Cambridge, Cambridge University Press.

Hull, D. 1988. *Science as a process*. The University of Chicago Press, Chicago.

Lauder, G.V; Huey, R.; R.K. Monson & R.J. Jensen. 1995. Systematics and the study of organismal form and function. *BioScience 45*:696-704.

McLennan, D.A.; D.R. Brooks & J.D. McPhail. 1988. The benefits of communication between comparative ethology and phylogenetic systematics: A case study using gasteroid fishes. *Can. J. Zool. 66*:2177-2190.

Noll, F.B. 2002. Behavioral phylogeny of corbiculate Apidae (Hymenoptera; Apinae), with special reference to social behavior. *Cladistics 18*(2): 137-153

Romero, S.M.B. 2000. *Fundamentos de neurofisiologia comparada*. Ribeirão Preto, Holos, Editora.

Bibliografia Adicional

Bauwens, D.T. Garland, Jr.; A.M. Castilla & R. Van Damme. 1995. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological, and behavioral covariation. *Evolution 49*:848-863.

Brooks, D.R. 1988. Macroevolutionary comparisons of host and parasite phylogenies. *Ann. Rev. Ecol. Syst. 19*:235-259.

Brooks, D.R. & E.O. Wiley, 1989. *Evolution as entropy: Towards a Unified Theory of Biology*. University of Chicago Press, Chicago.

Christian, A. & T. Garland, Jr. 1996. Scaling of limb proportions in monitor lizards (Squamata: Varanidae). *J. Herpet. 30*:219-230.

Clobert, J.T. Garland, Jr. & R. Barbault. In press. The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *J. Evol. Biol. 10*.

Garland, T., Jr. 1994. Phylogenetic analyses of lizard endurance capacity in relation to body size and body temperature, p. 237-259 (+ references). *In*: Vitt, L.J. & E.R. Pianka, (eds.), *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press, Princeton.

Garland, T., Jr. & S.C. Adolph. 1991. Physiological differentiation of vertebrate populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 22*:193-228.

Garland, T., Jr.; P.H. Harvey & A.R. Ives. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Syst. Biol. 41*:18-32.

Garland, Jr., T.; Huey, R. & A.F. Bennett. 1991. Phylogeny and thermal physiology in lizards: a reanalysis. *Evolution 45*:1969-1975.

Garland, T., Jr. & C.M. Janis. 1993. Does metatarsal/femur ratio predict maximal running speed in cursorial mammals? *J. Zool. 229*:133-151.

Garland, T., Jr.; K.L.M. Martin & R. Díaz-Uriarte. 1997. Reconstructing ancestral trait values using squared-change parsimony: plasma osmolarity at the origin of amniotes, p. 425-501. *In*: Sumida, S.S. & K.L.M. Martin (eds.), *Amniote Origins: Completing the Transition to Land*. Academic Press, San Diego.

Hayes, J.P. & T. Garland, Jr. 1995. The evolution of endothermy: testing the aerobic capacity model. *Evolution 49*:836-847.

Huey, R. & A.F. Bennett,. 1986. A comparative approach to field and laboratory studies in evolutionary ecology, p. 82-98. *In*: Feder, M.E. & G. Lauder (eds.), *Predator-Prey Relationships in Lower Vertebrates*. Chicago, University of Chicago Press.

Huey, R. & A.F. Bennett. 1987. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution 41*:1098-1115.

Huey, R. & J.G. Kingsolver. 1993. Evolutionary responses to extreme temperatures in ectotherms. *Am. Nat. 141*:S21-S46.

Huey, R. 1997. Phylogenies and the comparative method, p. 9-10. Abstracts, *III Workshop in Comparative Animal Physiology*, Campos do Jordão.

Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, John Wiley & Sons.

Dalton de Souza Amorim

Capítulo 11
Manual de projetos com metodologia filogenética

Sistemática Filogenética não é apenas para sistematas. Como foi comentado anteriormente, este livro pretende alcançar leitores com diferentes interesses pela Sistemática Filogenética: leitores com interesse geral (leigos, alunos de graduação ou pesquisadores de áreas mais distantes da Sistemática), pesquisadores interessados na evolução de *caracteres*, sem se preocupar com a reconstituição de relações de parentesco (alunos de pós-graduação e pesquisadores de várias áreas da Biologia Comparada) e sistematas, que pretendem especificamente obter reconstruções da *filogenia* de grupos taxonômicos.

Os pesquisadores com estas duas últimas abordagens têm linhas de pesquisa com enfoques ligeiramente distintos. Os pesquisadores que não são sistematas normalmente trabalham compreender um aspecto particular de uma espécie ou de um táxon supraespecífico. Seu *grupo* de interesse pode ser, por exemplo, *Apis mellifera*, *Homo sapiens*, Aves, espécies de *Paramecium*, os vírus causadores de Aids, os felinos etc. As *características* de interesse podem ser muito variadas: caracterização cromossômica, enzimas do desenvolvimento, processos de sinalização celular em membranas, respostas histológicas a hormônios, estrutura do sistema nervoso, comportamento de cuidado com a prole etc.

Os sistematas têm um grupo taxonômico de interesse definido e trabalha consistentemente com pelo menos um tipo de informação –a maior parte, com base na morfologia externa, visto que essa informação e pode ser levantada para a maior quantidade de espécies. Um número crescente de estudos sistemáticos tem sido feito com base em análises citológicas e, mais recentemente, eletroforéticas ou de seqüenciamento de macromoléculas –DNA, rRNA ou proteínas. Note que estudos de filogenias moleculares são casos particulares de estudos sistemáticos, sendo que a diferença básica é a fonte de informação. Eles estão primariamente interessados em encontrar a melhor hipótese filogenética para um grupo. O contexto teórico, os métodos gerais de análise e a maneira de lidar com os resultados na Biologia Molecular são os mesmos da Sistemática. Um pesquisador construindo filogenias com dados moleculares precisa dominar as bases conceituais e metodológicas da Sistemática, por causa do risco de se tornar um mero operador de máquinas de seqüenciamento e de programas de análise de dados.

Os capítulos anteriores supostamente deveriam atender, por si, aos propósitos dos leitores interessados em uma fundamentação geral. Esses capítulos servem, igualmente, de suporte para os pesquisadores nos dois tipos de linhas de pesquisa. A maneira de aplicar os conceitos e métodos filogenéticos pelos pesquisadores com essas duas abordagens em projetos de pesquisa, no entanto, não é exatamente a mesma. Assim, são propostos aqui dois roteiros diferentes, que servem de base para projetos em cada uma das abordagens.

ESTUDOS DE SÉRIES DE TRANSFORMAÇÃO

O pesquisador que não é sistemata normalmente trabalha com uma única espécie ou um grupo de espécies utilizando uma técnica que fornece informação sobre um determinado aspecto do grupo. De um ponto de vista evolutivo, suas perguntas versam sobre *séries de transformação*. Se o estudo se concentra em uma espécie que apresenta determinada condição de um caráter – capacidade de produzir determinada enzima, por exemplo–, há uma série de questões básicas quanto aos aspectos evolutivos envolvidos.

(1) Há uma única forma dessa enzima nessa espécie? Ou, de outra forma, o loco gênico ou locos gênicos que produzem essa enzima são monomórficos?

(2) Há outras espécies que produzem essa enzima em condição idêntica? Ou seja, em que nível surgiu essa condição dessa enzima?

(3) Qual é a condição anterior a partir da qual essa enzima surgiu? Ou seja, qual é a condição plesiomórfica da enzima?;

(4) Há alguma condição modificada a partir dessa enzima em outras espécies?

Se o estudo não for bioquímico, mas etológico, as perguntas seriam diferentes apenas quanto ao caráter envolvido:

(1) Há uma única forma de um determinado padrão comportamental na espécie estudada?

(2) Há outras espécies que apresentam o mesmo padrão comportamental?

(3) Qual é a condição anterior a partir da qual esse padrão comportamental surgiu?

Quadro 11.1. Etapas na realização de um projeto de estudo da evolução de uma estrutura biológica particular (isto é, de uma série de transformação).

1. Delimitar o grupo a ser analisado (uma espécie, um grupo de espécies em um gênero, um grupo de gêneros, um grupo de famílias etc.).

2. Procurar determinar se o grupo escolhido é, de fato, monofilético. Caso isso não seja possível, procurar um grupo mais abrangente para o qual haja uma hipótese razoável de monofiletismo (eventualmente, um sistemata da área pode fornecer essa informação com relativa facilidade).

3. Determinar o tipo de informação a ser levantada (fisiológica, comportamental, morfológica, imunológica etc.).

4. Selecionar uma estrutura particular ou um conjunto de estruturas que se pretenda compreender evolutivamente.

5. Eliminar os casos em que se suspeita de que a variação encontrada ou a condição escolhida não tem base genética (artefato ou influência do ambiente).

6. Determinar quais espécies (ou quais populações) apresentam a mesma condição.

7. No caso de haver mais de uma condição da mesma estrutura, fazer uma verificação da homologia, utilizando os critérios auxiliares de posição, forma etc.

8. No caso de haver mais de uma condição da estrutura, comparar as formas encontradas dentro do grupo selecionado com a forma da estrutura em espécies externas ao grupo, determinando qual das condições encontradas dentro do grupo é plesiomórfica e que tipo de modificações ocorreram, gerando a condição mais apomórfica (ou as condições mais apomórficas).

9. Reunir as espécies que compartilham a condição apomórfica encontrada.

10. Procurar determinar se os resultados encontrados, em termos de apomorfias compartilhadas, estão de acordo ou em conflito com os dados conhecidos para outros caracteres.

(4) há condições comportamentais derivadas a partir desse padrão?

É evidente que há perguntas prévias fundamentais a serem respondidas. Uma das principais é se a manifestação biológica observada tem base genética. Caso as diferenças encontradas em uma espécie ou em uma população sejam simplesmente devido à influência do meio no desenvolvimento da estrutura, o caráter não poderá ser incluído em um estudo evolutivo. Igualmente, há de se questionar se aquilo que parecia um caráter não é algum tipo de artefato. No caso de caracteres com influência do ambiente, no entanto, pode-se apresentar a questão, às vezes até mais interessante, de determinar em que nível surgiu a habilidade de responder diferentemente a diferentes condições do ambiente, produzindo a estrutura observada em uma condição particular.

De modo geral, qualquer projeto de pesquisa de evolução de caracteres resvalará nas questões propostas acima. Se o projeto prevê o estudo de um grupo de espécies, as questões seriam ligeiramente diferentes:

(1) Há uma única condição para a enzima nesse grupo de espécies?

(2) Há espécies externas ao grupo em estudo que produzem a mesma enzima?

(3) Qual é a condição anterior a partir da qual essa enzima surgiu?

No caso de um estudo etológico:

(1) Há um único padrão de comportamento nesse grupo de espécies?

(2) Há espécies externas ao grupo em estudo que apresentam o mesmo padrão comportamental?

(3) Qual é a condição anterior a partir da qual esse padrão de comportamento surgiu?

Se a resposta à primeira pergunta for negativa –se houver mais de uma condição–, surge um problema evolutivo adicional, qual seja, o de determinar a série de transformação que gerou as várias condições conhecidas da enzima ou do comportamento. Nessa situação, o ponto de partida será determinar a condição mais plesiomórfica dentro do grupo através de comparações com grupos externos (veja Quadro 11.1). Essas etapas estão sintetizadas em forma de um fluxograma na Figura 11.1.

Nos estudos de uma única espécie, deverá ser mais comum a existência de uma única condição para um caráter, de modo geral também encontrada em outras espécies. Contudo, se for feito um estudo de um grupo, aparecem problemas de outra ordem. É comum encontrar várias condições diferentes para uma mesma estrutura (bioquímica, comportamental, fisiológica, morfológica etc.). Às vezes, as condições encontradas em grupos diferentes são tão distintas que surgem dúvidas quanto à relação de homologia primária das estruturas comparadas. Em um estudo de comportamento de insetos sociais, por exemplo, a comparação entre duas espécies muito próximas pode mostrar ritos comportamentais idênticos ou quase idênticos para determinadas situações. Contudo, se espécies mais distantes são comparadas quanto ao comportamento, as diferenças podem ser tão grandes que duvidamos de que as respostas comportamentais tenham a mesma base genética, isto é, que as estruturas sejam, de fato, homólogas. Nesse caso, não é possível avançar na análise até que sejam sanadas as dúvidas quanto à homologia primária das estruturas comparadas.

Para responder às perguntas de cunho evolutivo, alguns cuidados precisam ser tomados e uma lista de procedimentos pode ser proposta. A execução da análise deve gerar respostas quanto à condição plesiomórfica ou apomórfica de cada caráter (em relação a outras condições encontradas) e à generalidade da condição encontrada. Mesmo dentro dessa lista de procedimentos, no entanto, é possível trabalhar em níveis distintos de profundidade. O projeto mais simples seria eleger uma determinada estrutura em uma espécie e procurar determinar se outras espécies também apresentam essa mesma condição, verificando,

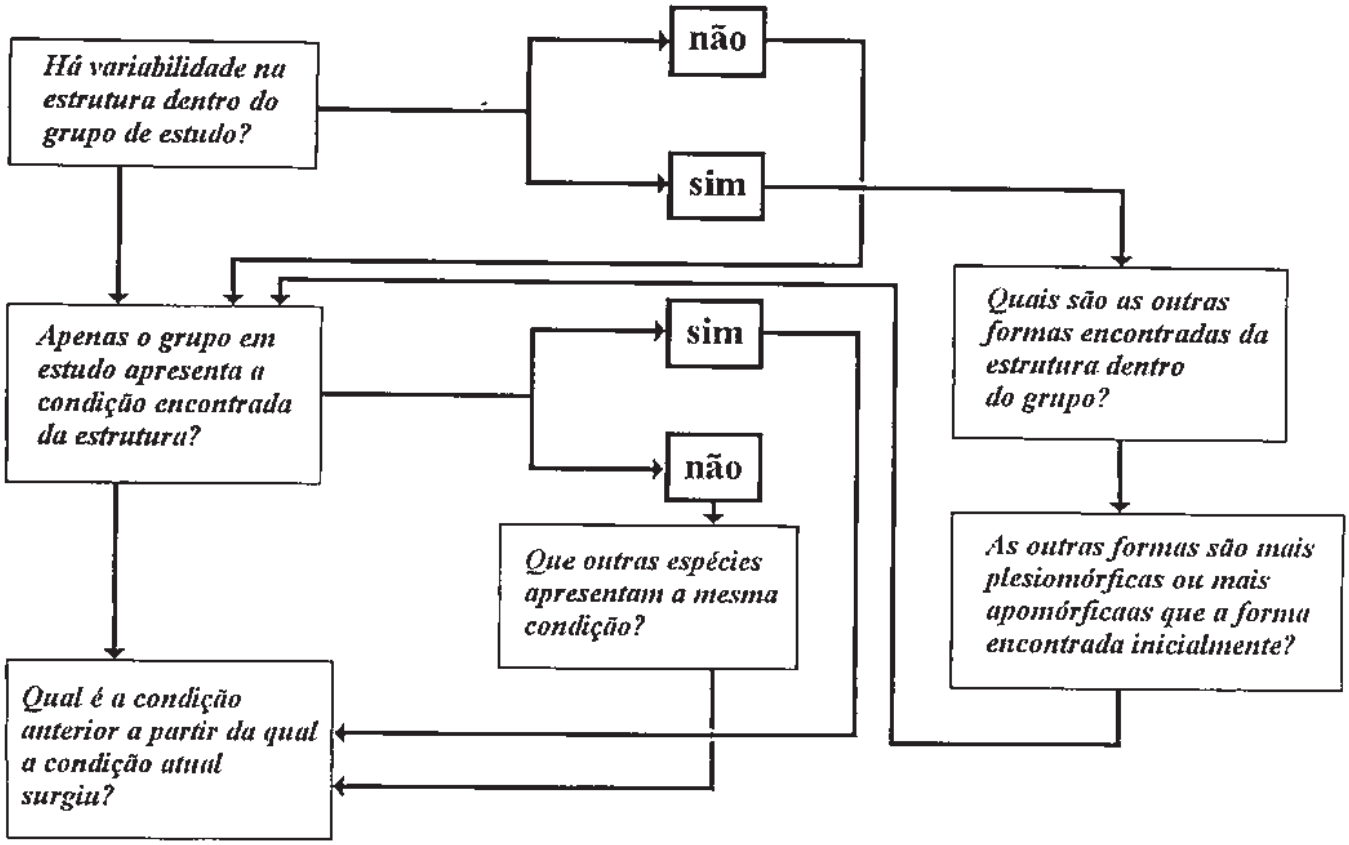

Há variabilidade na estrutura dentro do grupo de estudo?
não
sim
Apenas o grupo em estudo apresenta a condição encontrada da estrutura?
sim
não
Quais são as outras formas encontradas da estrutura dentro do grupo?
Que outras espécies apresentam a mesma condição?
As outras formas são mais plesiomórficas ou mais apomórficaas que a forma encontrada inicialmente?
Qual é a condição anterior a partir da qual a condição atual surgiu?

Figura 11.1. Fluxograma de trabalho de análise filogenética para a compreensão da evolução de estruturas—fisiológicas, bioquímicas, etológicas, etc. (veja discussão no texto).

necessariamente, se há condições derivadas dela. Um segundo grau de complexidade seria procurar compreender a evolução da estrutura em um grupo mais amplo.

ESTUDOS DE RELAÇÕES FILOGENÉTICAS

A reconstrução das relações de parentesco entre os membros de um grupo repete, de certo modo, a interpretação de séries de transformação. O que diferencia a reconstituição filogenética é a busca de maior número de caracteres, tentando obter, se possível, sinapomorfias para todos os níveis de generalidade da filogenia de um grupo. O uso de várias fontes de informação apenas aumenta a chance de sucesso. Uma outra questão importante é que o objetivo primário de uma análise filogenética não é, estritamente, produzir cladogramas "bem comportados", resolvidos em todos os níveis, mas organizar a informação biológica disponível. Um cladograma corresponde a uma *representação do conhecimento atual das relações de parentesco de um grupo*, obtido utilizando um método de análise filogenética. Há vários motivos para não haver solução para todos os níveis de filogenia de um grupo. Às vezes, o conhecimento atual da evolução de um grupo permite apenas indicar que uma determinada condição é apomórfica em relação a outra, sem haver informação suficiente para determinar a condição de *todas* as espécies que compartilham a característica (ou seja, às vezes, a matriz é muito incompleta para determinado caráter). Às vezes, há poucos caracteres sinapomórficos para um número relativamente grande de táxons terminais, delimitando poucos grupos monofiléticos dentro de um táxon maior. Às vezes, restam conflitos entre diferentes caracteres apomórficos que não permitem uma compreensão segura de vários níveis, que permanecem como politomias. Finalmente, em alguns casos, realmente é possível que a quantidade de caracteres disponíveis seja abundante e o número de táxons terminais, relativamente limitado, de modo que há informação para resolver todos os níveis em uma primeira análise.

Essas observações não são triviais. A idéia de que boas análises filogenéticas correspondem *necessariamente* a cladogramas completamente resolvidos envolve várias distorções. Muitos pesquisadores deixam de publicar dados parciais extremamente úteis porque não têm análises filogenéticas completas. Assim, perdem-se interpretações úteis sobre novos caracteres, hipóteses de homologia primária e séries de transformação importantes para uma compreensão melhor de um grupo ou da evolução de uma estrutura. Muitos trabalhos com um foco mais descritivo deixam de incluir alguma discussão filogenética, ainda que limitada, simplesmente porque o resultado não é um cladograma completo. Outra situação é a dos projetos que analisam dados cujo acesso é extremamente difícil e/ou dispendioso (como as análises citológicas). Se os dados forem confiáveis, ainda

Quadro 11.2. Etapas na realização de uma análise filogenética, determinando as relações de parentesco entre os membros de um grupo supostamente monofilético.

1. Delimitar o grupo a ser analisado (uma espécie com várias populações parcialmente diferenciadas, um grupo de espécies, todo um gênero, um *grupo de gêneros, um grupo de famílias* etc.).

2. Procurar determinar se há uma hipótese razoável que indique a monofilia do grupo escolhido. Caso isso não seja possível, é necessário tomar para análise um grupo mais abrangente (que inclui o grupo tomado inicialmente) **ou mais restrito** (que faz parte do grupo tomado inicialmente) **ou um outro grupo, o qual se *supõe ser monofilético.***

3. Definir quais serão os táxons terminais do grupo (táxons considerados "populações", espécies, grupos de espécies definidos na literatura, gêneros, famílias etc.).

4. Escolher o conjunto mais amplo possível de espécies externas ao grupo delimitado para análise que serão utilizadas para determinação da polaridade dos caracteres.

5. Determinar que tipo de informação será utilizada (ao menos em uma primeira etapa, de modo que *se possa definir certas técnicas a serem* empregadas, como preparação de lâminas, preparação de material para fotografias em microscópio de varredura, preparações de cromossomos metacêntricos, eletroforese etc.; também é possível executar análises extremamente importantes apenas utilizando dados já disponíveis na literatura).

6. Aplicar a técnica escolhida para levantamento de informação às espécies dos táxons terminais e dos grupos externos (ou obter informações para os táxons terminais na literatura).

7. Procurar séries de transformação com condições individualizadas (ou seja, caracteres que dificilmente poderiam ser subdivididos, evitando que conjuntos de modificações sejam incluídas em um mesmo caráter) **nos táxons terminais.**

8. Descrever, precisamente, cada condição encontrada de cada caráter em uma lista de caracteres.

9. Verificar (nos espécimes ou na literatura) **a condição do caráter em todos os táxons terminais.**

10. Criar uma matriz de táxons *versus* caracteres em que sejam lançadas as informações primárias, não-polarizadas.

11. Polarizar cada caráter descrito, comparando as condições encontradas dentro do grupo com as condições encontradas nas espécies externas ao grupo.

12. Procurar estabelecer qual é a seqüência mais provável de mudanças dentro do grupo, determinando, no caso de séries de estados múltiplos, qual é a maneira pela qual a condição plesiomórfica inicial chegou às várias condições apomórficas.

13. Inscrever as conclusões de polarização de cada caráter em uma matriz polarizada.

14. Reunir o conjunto de táxons terminais que compartilha a condição apomórfica de cada passo das séries de transformação em grupos monofiléticos (em vários pequenos dendrogramas).

15. (a partir do segundo caráter) **Verificar a congruência entre os caracteres encontrados.**

16. Se os caracteres forem incongruentes entre si, voltar ao passo 8, verificando se os procedimentos nas várias etapas estão corretos.

17. Se não houver erro nos procedimentos anteriores, desenhar os cladogramas representando cada uma das possíveis decisões quanto à *homologia ou homoplasia das condições apomórficas compartilhadas, em que são integrados os dados obtidos anteriormente.*

18. Retornar à etapa 8 tantas vezes quanto necessário, até esgotar os caracteres disponíveis.

19. Havendo incongruência entre a análise manual e a análise numérica, examinar os vários cladogramas alternativos, incluindo aquele com o menor número de passos e os cladogramas com um número de passos ligeiramente superior, *procurando compreender claramente o que diferencia as várias hipóteses* em termos dos caracteres envolvidos.

20. Definir os critérios aceitos de parcimônia.

21. Tomar as decisões quanto aos caracteres homoplásticos.

22. Indicar a hipótese ou as hipóteses preferidas, apresentando as hipóteses alternativas, e apontando o que diferencia cada uma delas e as *justificativas para a escolha.*

que limitados a poucas espécies, sua utilização em um contexto filogenético resultaria em cladogramas parciais muito importantes para a literatura. Nessas situações, esperar *por novos dados pode demorar tanto tempo que deixar de* publicar os resultados parciais pode ser um prejuízo maior que a incompletude das conclusões. *A decisão de publicar de resultados parciais deveria ser considerada por autores, "referees" e editores, à luz da veracidade ou confiabilidade das conclusões, e não da proporção de níveis resolvidos.*

A distorção mais grave, no entanto, é "forçar" os dados para dar a aparência de cladogramas bem resolvidos. Embora pareça um procedimento grosseiro, essa "limpeza" *dos dados pode ser feita de uma maneira sutil: elimina-se* uma quantidade significativa de caracteres julgados *a priori* como "ruins" ou "certamente homoplásticos", desaparecendo com as incongruências.

Essa pequena manipulação de dados e informações a serviço da "estética" filogenética prejudicam profundamente

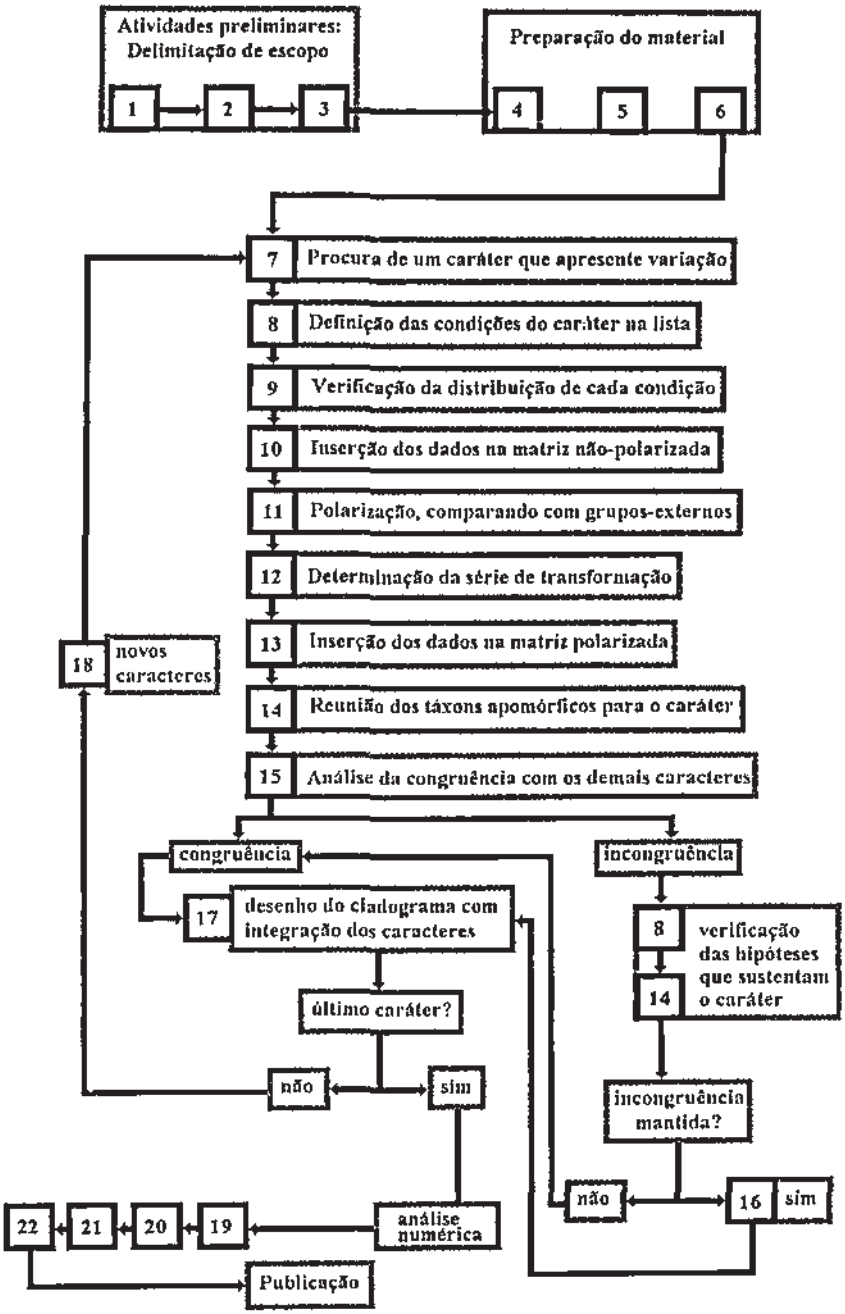


Figura 11.2. Fluxograma de trabalho de análise filogenética, em que o objetivo central é a reconstituição das relações de parentesco entre táxons terminais (v. texto para discussão).

a qualidade das conclusões, ainda que às vezes seja um procedimento involuntário. Quem não tem maior proximidade com a área talvez não imagine que esse é um risco a cada etapa de um estudo comparativo. Não há necessidade de empregar esse tipo de "cozimento" de dados. É necessário apenas que *as etapas iniciais de levantamento de dados (homologia primária e polarização) estejam corretas*. Essa é a parte mais difícil da análise. A presença de poucos níveis resolvidos ou de conflito entre os dados é apenas a expressão dos resultados. *Uma das maiores virtudes do método hennigiano é permitir a apresentação tão clara quanto possível do conhecimento atual, de modo que os vários níveis de conclusão (homologia, distributividade dos caracteres, polarização, homoplasia) podem ser questionados*. Não importa se há numerosos caracteres incongruentes ou não: a partir da matriz de dados, propõe-se o melhor cladograma à luz da parcimônia.

Desse modo, o que importa em uma análise filogenética não é o quão completo é um cladograma em termos de número de níveis resolvidos. O aspecto

fundamental a ser observado é o rigor na aplicação do método a um conjunto de dados. Como foi visto ao longo dos capítulos anteriores, há muitos equívocos a serem evitados em uma análise filogenética e é necessário dominar os aspectos conceituais e metodológicos ao proceder à análise. É no rigor do método que reside a qualidade de uma análise filogenética, não no número de níveis resolvidos ou no índice de consistência encontrado.

Há, evidentemente, maneiras diferentes de conduzir um projeto de análise. Os passos da análise não seguem (ou não deveriam seguir) linearmente da primeira à última etapa, embora os métodos numéricos de análise às vezes dêem essa impressão. Se considerarmos os problemas envolvidos, vemos que a análise precisa ser executada em uma seqüência de ciclos, repetindo algumas fases inúmeras vezes: a existência de homoplasias faz com que nenhum caráter apomórfico compartilhado possa ser tomado, isoladamente, como evidência definitiva de sinapomorfia. A inferência sobre grupos monofiléticos sempre deve ser tomada à luz do conjunto de caracteres. Assim, cada par de caracteres incongruentes entre si produz questionamentos quanto à construção das séries de transformação, *exigindo a verificação de todas as etapas anteriores*. Essa verificação é fundamental para eliminar inúmeros lapsos que com freqüência incidem sobre as análises, antes de decisões finais sobre a ocorrência de homoplasias: erros primários de preenchimento de matrizes, erros de captação de dados sobre o grupo na literatura, erros no exame de exemplares, erros de definição de caracteres, erros de codificação, erros de interpretação da polaridade dos caracteres, erros na construção de séries de transformação etc. Se essa verificação não produzir nenhuma mudança nos dados da matriz, parte-se para a discussão da origem homoplástica dos caracteres envolvidos. A maioria dos conflitos aparentes não provêm de origem homoplástica de caracteres, mas de erros de interpretação ou de manuseio dos dados.

Uma proposta de seqüência de procedimentos a serem realizados na análise filogenética de um grupo é apresentada no Quadro 11.2. A Figura 11.2 procura sintetizar essa seqüência de etapas em forma de um fluxograma.

Há muitos formatos possíveis de redação de trabalhos de análises filogenéticas. Sua escolha diz respeito ao autor e ao editor do órgão de publicação. Contudo, cabem algumas recomendações, a maior parte das quais um tanto óbvias. As mais importantes referem-se à clareza: clareza na definição de caracteres (ou seja, na descrição de cada uma das condições); clareza nas justificativas das decisões, em cada caso, da polaridade dos caracteres; clareza na justificativa das decisões sobre as séries de estados múltiplos; clareza na justificativa das decisões sobre a atribuição de homologia, homoplasia e reversões, quando houver caracteres apomórficos incongruentes; clareza na justificativa da escolha de um entre vários cladogramas incongruentes entre si, se não for adotado um consenso.

Dalton de Souza Amorim

Capítulo 12
Método numérico –algumas considerações

O método filogenético, como proposto por Hennig (1950, 1966), correspondia a um conjunto de procedimentos deduzidos a partir do conhecimento empírico de evolução. O método tinha vários elementos que foram expostos de maneira relativamente superficial nos principais trabalhos de Hennig nas décadas de 50 e 60. A partir do final da década de 60, começaram a surgir, paralelamente, outros métodos de inferência filogenética. Ainda que alguns desses estudos tivessem raízes fenéticas, eles passaram a ter objetivos claramente filogenéticos. Nesse contexto, estão os trabalhos de Kluge & Farris (1969) e Farris (1969, 1970). Uma vez que esses trabalhos tinham um cunho computacional, eles exigiam rigor de procedimentos, de modo que pudessem ser escritos na forma de programas. A continuidade dos trabalhos nessa linha levou à formalização de uma série de outros procedimentos. O subproduto desse desenvolvimento, de um ponto de vista da sociologia da ciência, pareceu corresponder mais a uma "escola" diferente, em alguns aspectos, da vertente mais tradicional, que não tinha procedimentos formalizados. Essa escola numérica de análise filogenética ganhou nome próprio –cladismo– e um conjunto de integrantes, muitas vezes críticos de outras abordagens que guardassem diferenças importantes em relação às suas recomendações principais, e determinados objetivos.

Toda discussão de sociologia da ciência é no mínimo tão complicada quanto à própria história sociológica da ciência. Alguns dos aspectos do desenvolvimento histórico da Sistemática Filogenética foram abordados por Hull (1988), ainda que sua visão tenha recebido um certo número de críticas na literatura. Esses aspectos diziam respeito à dinâmica com que se consolidou o cladismo, em relação ao que se convencionou chamar de "filogeneticismo", com discussão das metas de um e outro grupo. O que se pretende discutir aqui, no entanto, não é a história da sistemática filogenética. Na verdade, há alguns equívocos na discussão sobre as diferenças entre as duas linhas que valem a pena ser considerados.

Talvez um dos problemas básicos a ser considerado é que não há *uma* escola filogenética, separada de *uma* escola cladística. De fato, a consistência de cada um desses "grupos" precisa ser colocado sob suspeita. O que pareceria comum aos "cladistas" seria o uso do computador como ferramenta central da operação de análise. O que pareceria comum aos "filogeneticistas" seria a despreocupação com o uso do computador. Desse modo, os procedimentos desses dois grupos às vezes são chamados de método numérico e método manual. Essa separação, no entanto, meramente indicaria quem usa e quem não usa o computador como ferramenta na análise. Isto gera uma classificação por um critério irrelevante. Não há qualquer utilidade em uma divisão como essa se os *procedimentos* de análise forem igualmente rigorosos. Há outros critérios que podem ser utilizados para discernir entre o que talvez seja uma postura "cladista" e uma postura "filogeneticista". Eles dizem respeito mais a objetivos gerais dessa área da ciência e não quanto ao uso particular de computadores como ferramentas de análise. Do ponto de vista puramente metodológico, uma separação mais importante seria distinguir os pesquisadores que não deixam claros seus critérios de análise dos que apresentam claramente os critérios de tomada de decisões na transformação de matrizes em cladogramas (independentemente do uso do computador para operar a análise).

Assim, uma vez que a discussão sobre aspectos do método ainda está em andamento, não é possível fazer uma separação clara de "escolas" distintas de procedimentos metodológicos. Parece definitivo que não é razoável dividir os procedimentos de análise em "manual" e "numérico". Isto não elimina, no entanto, a necessidade de discutir outros problemas quanto a procedimentos de análise. Uma dificuldade adicional é que, em diferentes momentos da análise, há detalhes diferentes do método a serem considerados. Isso dificultaria o estabelecimento de "escolas", pois é possível aceitar diferentes protocolos reunindo conjuntos diferentes de decisões em momentos diferentes da análise. Esse capítulo é dedicado, assim, a um estudo mais detalhado de várias etapas da análise, indicando pontos críticos para a tomada de decisões que condicionam o resultado final.

Os principais detalhes da análise para os quais há diferenças entre programas e procedimentos parecem ser (independentemente do grau de aceitação que eles têm atualmente):

(1) a aceitação ou não da ocorrência de reversões;
(2) a aceitação ou não da ocorrência de homoplasias;
(3) a atribuição de pesos aos caracteres *antes* do início da análise;
(4) a atribuição de pesos aos caracteres em uma segunda fase da análise (por exemplo, favorecendo pesos maiores

para ganhos de estruturas que perdas, pesagem sucessiva etc.);
(5) o uso de diferentes opções de algoritmos de busca de árvores mais parcimoniosas;
(6) o uso de diferentes técnicas de consenso;
(7) critérios para atribuir condições de caráter em níveis sucessivos quando há ramos com condições não comparáveis;
(8) em análises moleculares, a atribuição de pesos diferentes para transições e transversões;
(9) como lidar com a presença de mais de uma condição de caráter em táxons terminais;
(10) a realização de análises estatísticas comparando as diferentes árvores obtidas, quando a análise da matriz gera mais de um cladograma igualmente parcimonioso;
(11) como lidar com séries de estados múltiplos.

Essas opções poderiam ser discutidas uma a uma, mas isso escapa do escopo deste livro. Comentários gerais já foram feitos ao longo do livro sobre alguns desses pontos e podem ser endereçados novamente aqui, de forma breve.

CRITÉRIOS EM DIVERSAS ETAPAS DA ANÁLISE

A construção de matrizes envolve nossa *percepção* das características de organismos reais. Às vezes, nossa análise indica que estruturas homólogas em espécies diferentes são "iguais". "Iguais" significa que elas são *suficientemente parecidas* (ainda que não sejam estritamente idênticas) para que sejam lançadas na matriz codificadas de forma da mesma forma. Isso, no entanto, não garante homologia secundária: nem sempre o "igual" é de fato tão igual. Assim, em uma análise com muitos caracteres, é inevitável admitir que alguns dos caracteres que foram *codificados como iguais* na matriz não sejam idênticos. E mesmo os muito semelhantes, podem ter surgido mais de uma vez na evolução do grupo. É comum, depois de percebermos que uma característica surgiu duas ou mais vezes, verificar que as condições eram relativamente diferentes, a ponto de se justificar a recodificação das séries de transformação. No nível molecular, isso se torna mais complicado, uma vez que só há quatro condições distintas que podem ser atribuídas a cada posição em uma seqüência gênica e a ocorrência de homoplasias "verdadeiras" (isto é, condições idênticas que surgem mais de uma vez) é altamente provável.

Do mesmo modo, o resultado final de uma análise pode demonstrar que condições plesiomórficas codificadas inicialmente como "idênticas" de fato não têm homologia secundária, ou sejam são resultado de reversão. De fato, na prática, é virtualmente impossível discernir em muitos casos entre uma condição plesiomórfica verdadeira e uma reversão. Nesses casos, o que é *parecido* mas não idêntico mostra não ter homologia secundária –codificados como iguais, geram ruído na matriz.

Dependendo de como codificamos as condições apresentadas pelos representantes de um conjunto de táxons terminais, portanto, "homoplasias" e "reversões" podem "surgir" ou simplesmente "sumir" da análise. Isso leva a uma questão delicada sobre *critérios de codificação* de condições em matrizes. *A codificação é um procedimento não-numérico com influência definitiva no resultado das análises, incluindo análises numéricas.* O objetivo deste capítulo é enfatizar a importância das etapas não-computacionais da análise na obtenção de bons resultados em estudos filogenéticos. Nesse primeiro ponto, a questão precisa é:

Qual é o critério de codificação de condições de caracteres nos táxons terminais em matrizes? Ou, de outro modo, *Quando as condições mais ou menos parecidas em espécies diferentes são codificadas como iguais e quando são codificadas como diferentes?*

A resposta a essa questão não é fácil. Se fôssemos rigorosos, deveriam ser *codificadas como iguais* apenas condições absolutamente idênticas. No entanto, em grupos muito grandes ou em grupos muito antigos, mesmo condições com homologia secundária não são idênticas. A pata de um gambá, com cinco dedos, é relativamente diferente da pata de um insetívoro, com cinco dedos, e da pata de um primata, com cinco dedos –e, assim mesmo, são homólogas. A diferença entre eles será de tamanho total da pata, forma de cada um dos ossos componentes, forma do conjunto, tamanho de cada um dos ossos, forma das unhas ou garras, revestimento, etc. Normalmente, a codificação restringe-se estritamente àquilo que está sendo considerado como caráter. Assim, se o caráter é *número de dedos*, alguns mamíferos têm cinco e outros têm quatro (ou dois, ou um), não importando a forma da pata ou outras características. Há grupos, no entanto, em que um dos dedos é muito reduzido. Conta-se esse dedo como igual aos outros ou cria-se uma subdivisão do caráter, para indicar que o dedo pode ser plenamente desenvolvido, reduzido ou ausente? Isso cria um outro problema:

Qual é o critério para subdividir as condições de caracteres em uma série de transformação?

Como vimos, se formos incluir todas as modificações pequenas presentes em uma estrutura dentro de uma mesma série de transformação, teríamos em alguns casos tantas condições quanto táxons terminais. Além disso, a separação entre algumas condições muitas vezes começa a ser arbitrária ou pouco clara. Os caracteres de variação contínua, por exemplo, representam um desafio nessa área. Vejamos um exemplo: as espécies terminais em uma matriz podem apresentar variações de forma quase contínua no tamanho de uma determinada estrutura (isto é, encontramos indivíduos com quase todas as classes intermediárias de tamanho), de 2,1 a 3,6 cm, de 4,2 a 5,7 e de 5,9 a 6,1. A ausência de indivíduos com medida entre 5,7 e 5,9 permite que a classe acima de 5,9 seja considerada uma classe à parte das demais ou essa seria uma divisão arbitrária, gerando mais ruído que soluções na análise? Nesse último caso, poderíamos simplesmente eliminar o conhecimento desse intervalo, mantendo duas classes de tamanho: menor ou igual a 3,6 e maior ou igual a 4,2. Aqui surge, no entanto, outra dúvida:

Qual é o critério para eliminar de nossa lista de caracteres diferenças conhecidas entre os ramos terminais?

Se os critérios para *inclusão* de caracteres em uma lista é um aspecto que às vezes é discutido na literatura, os critérios para *exclusão* talvez nunca tenham sido considerados com algum detalhe. Esse não é um aspecto sem importância. A exclusão implica em dar peso zero aos caracteres excluídos e, relativamente, peso infinito aos caracteres incluídos. Essa é uma forma de ponderação sutil, mas de conseqüências definitivas na análise. Às vezes, uma exclusão pode ser bem justificada. Às vezes, ela representa apenas um equívoco de interpretação. No entanto, às vezes, pode ser uma ação deliberada para evitar que um determinado caráter influencie a análise e gere uma topologia diferente da que o sistemata "gostaria" que surgisse, provocando uma distorção intencional dos resultados. A eliminação pura e simples do caráter da matriz desfaz esse incômodo... Assim, coloca-se novamente a questão: qual é o critério para eliminar caracteres de nossa lista? Independentemente das motivações por trás da exclusão de um determinado conjunto de caracteres – compreensão incompleta, erro ou má fé– a topologia final é afetada pelas decisões relativas à exclusão de caracteres.

É possível levantar alguns motivos razoáveis para excluir caracteres:

(1) a variação observada não tem base genética (é apenas efeito do ambiente);
(2) não há segurança sobre a homologia primária das estruturas comparadas;
(3) há sobreposição entre as condições encontradas nos ramos terminais para caracteres de variação contínua;
(4) o estabelecimento das condições de caracteres é sabidamente arbitrária (isto é, possivelmente não reflete o efeito de mutações);
(5) há casos demasiados de presença de ambas as condições, plesiomórfica e apomórfica, nos ramos terminais, de modo que o caráter seria mais apropriadamente tratado como sintreptias e sinapousias;
(6) há um número muito grande de táxons com condições não-comparáveis ou desconhecidas.

Mesmo assim, esses caracteres idealmente deveriam integrar uma lista (formal ou informal) paralela, de modo que um leitor possa conhecer exatamente os casos de exclusão feitos. Veja que as análises moleculares se deparam com o mesmo problema de critérios de exclusão: há trechos com uma taxa provavelmente muito alta de mutação, de maneira que, tomando grupos bastante afastados, a probabilidade que uma mesma posição tenha sofrido um número alto de mudanças (e, portanto, bases iguais não correspondam necessariamente a homologias secundárias) é alto. Determinados trechos, por outro lado, são muito conservadores e, para grupos muito próximos, quase não há mudanças. Assim, qual é critério para estabelecer o *limite aceitável* de taxa de mutação para que uma determinada seqüência seja considerável "aproveitável" para uma análise? A exclusão de uma seqüência pelos riscos eventuais de tomar homoplasias como homologias é compatível com o critério de parcimônia? Esse mesmo critério pode ser utilizado para excluir determinadas estruturas não-moleculares da análise?

HOMOLOGIA PRIMÁRIA

Um outro problema grave na análise são as dúvidas quanto à homologia primária de estruturas envolvidas. Muitos pesquisadores, mesmo experientes, às vezes se equivocam na análise de interpretações de morfologia, comportamento, bioquímica etc. Organismos na natureza não se apresentam com legendas indicando a homologia verdadeira de todas as suas estruturas! Assim, *a simples observação dos organismos mostra apenas estruturas (morfológicas ou de outro tipo). A determinação de que certa estrutura (ou seqüência de bases) é supostamente homóloga a outra estrutura (ou seqüência) em outro grupo é apenas uma inferência, uma hipótese, uma dedução!* O simples procedimento de atribuir nomes às estruturas incorpora hipóteses implicitamente aceitas de homologia primária. Nem sempre, no entanto, o nome dados às estruturas – comportamentais, morfológicas, bioquímicas, fisiológicas, histológicas, etc. – correspondem a hipóteses corretas de homologia. A literatura está coberta de equívocos, erros, confusões, dificuldades, conflitos e problemas.

Assim, tomar a literatura e meramente compilar caracteres pode, de um lado, levar a erros graves na análise cada vez que estruturas não homólogas em diferentes grupos são tomadas como homólogas, criando-se caracteres para as diferenças entre elas. De outro, cada vez que estruturas homólogas não são percebidas como homólogas, existe perda de informação, no sentido que um certo número de caracteres deixa de ser aproveitado na análise. Os dois tipos de deslizes são críticos em estudos filogenéticos. Como o número de caracteres para a maioria dos grupos ainda é relativamente pequeno, a perda de informação é sempre um fator limitante, especialmente se a amostragem incorporou uma proporção significativa de homoplasias e reversões (problemas de homologia secundária). De fato, a comparação entre grupos em níveis de generalidade um pouco mais alto é particularmente difícil, uma vez que o acúmulo de mudanças torna o processo de comparação entre estruturas bastante difícil. Nesses casos, apenas um estudo cuidadoso de homologia primária entre grandes grupos pode aproveitar esses caracteres. Esses estudos, no entanto, de modo geral estão ausentes e perde-se informação. Isso em parte é causado pela ênfase exagerada no trabalho de "especialistas", que às vezes conhecem muito de um grupo, mas pouco sobre grupos próximos.

Os casos de interpretação errônea de homologia, no entanto, são ainda mais graves. Se a perda de informação empobrece a análise, o uso de caracteres deduzidos a partir de erros de homologia primária adiciona informação errada. A probabilidade de que um caráter com erros de homologia primária seja congruente com a filogenia verdadeira do grupo é ínfima. Por causa do número elevado de árvores possíveis mesmo para um número relativamente pequeno de ramos terminais, a adição de "falsas" homoplasias (isto é, incongruência devido a erros de homologia primária) gera um "ruído" enorme às análises.

Seria ingenuidade pensar que erros de homologia primária são raros. Qualquer pessoa com experiência em pesquisa em qualquer área da biologia sabe como eles podem ser comuns. Vejamos alguns exemplos:

- compare os nomes dados às nervuras alares de um mesmo grupo de insetos por autores diferentes. É difícil encontrar dois autores que concordam integralmente na interpretação da homologia de todas as nervuras em grupos com asa complexa. Isto leva necessariamente à perda de informação, se os caracteres são abandonados, ou a erros de homologia, se são utilizados, gerando falsos caracteres;
- compare os nomes dados a etapas diferentes do comportamento de corte, alimentação, postura, etc. em grupos próximos por diferentes autores. Às vezes, o sistema de nomes para certos complexos de caracteres utilizado por diferentes autores é completamente diferente, o que torna as comparações impossíveis;
- compare os nomes dados a inversões cromossômicas ou aos próprios cromossomos nas mesmas espécies por diferentes autores. Às vezes, demonstra-se que a interpretação dada por um autor à homologia de um cromossomo ou de um trecho de um cromossomo estava equivocada, o que gera necessariamente erros de interpretação filogenética;
- enzimas que têm a mesma velocidade de deslocamento em análises eletroforéticas são efetivamente homólogas? Embora esse seja um indício de homologia, um conjunto de alterações pode fazer com que a posição final de enzimas não homólogas seja a mesma;
- compare os nomes dados por diferentes autores a ossos em estruturas complexas, como crânios ou espinhos em nadadeiras. Se os nomes dados por diferentes autores não forem os mesmos, seu aproveitamento em estudos filogenéticos implica em riscos altos de ruído;
- compare os nomes dados por diferentes autores a grupos de células no desenvolvimento de embriões em determinados grupos. Ainda que em estágios iniciais do desenvolvimento a atribuição de nomes a células homólogas seja mais simples, a comparação de estágios mais avançados do desenvolvimento em grupos diferentes implica em dificuldades consideráveis para um correto estabelecimento de homologia.

Os exemplos poderiam ser multiplicados. Na verdade, toda e qualquer análise biológica comparativa nasce com o problema da homologia primária que, como vimos, é sempre inferida, é sempre uma hipótese. Assim,

Quais são os critérios precisos para o estabelecimento de homologia primária entre diferentes grupos?

Note que essa não é uma atividade computacional. Toda a parte computacional da análise de matrizes de caracteres trabalha "sobre" as hipóteses básicas aceitas de homologia primária. O grande risco, aqui, é que nossa "tomada" de dados a partir da observação direta e/ou da literatura utilize as hipóteses de homologia primária tradicionais, que definitivamente não são livres de erros. Nesse caso, não estaríamos construindo uma matriz de caracteres com base em homologias primárias, mas com base em *homonímias* da interpretação tradicional. Isso significa que toda consideração sobre homologia primária, inclusive aquela publicada por especialistas, deve passar por um crivo crítico. De novo, vale a pergunta acima, sobre que critérios adotar. A resposta é que o conhecimento inicial sobre as relações de parentesco entre os grupos em estudo, indicadas pelos caracteres até então disponíveis, ilumina os casos de incongruência, levando a uma discussão abrangente do problema de homologia primária, solucionada através de otimização (da própria estrutura discutida e não das homologias secundárias) das variações de condições que essa estrutura apresenta.

Essa questão é importante porque ela condiciona a própria construção do protocolo de análise, afetando a escolha dos grupos a serem comparados. Um exemplo clássico é o do pseudoceloma. Uma vez que a cavidade interna do corpo dos asquelmintes não era considerada um celoma verdadeiro (um problema de homologia primária), a posição filética aceita pela maioria dos autores para os Aschelminthes era próximo à base de Bilateria. A cavidade desse grupo não era considerado um celoma modificado, de modo que o grupo sequer era codificado corretamente quanto às variações encontradas na condição do celoma (por exemplo, hemocele). Isso gera uma distorção numérica na análise das relações entre os grandes grupos de metazoários. Talvez ainda pior, no entanto, esse apriorismo "cega", no sentido de que, colocando os Aschelminthes nessa posição basal, inúmeras características simplesmente deixam de ser consideradas. Com a crítica ao conceito de pseudoceloma, foi possível começar a fazer uma série de comparações entre estruturas morfológicas de asquelmintes e de outros grupos que apresentam cutícula e muda, nominalmente, Onychophora, Tardigrada, Pentastomida e Arthropoda. Isso permitiu a descoberta de inúmeros novos caracteres, depois incorporados em uma análise que acabou por indicar um grupo monofilético composto por Tardigrada, Pentastomida e Aschelminthes, cujo grupo-irmão são os Arthropoda (Christoffersen *et al.*, 1997). Quase ao mesmo tempo, foi feita uma análise com base em caracteres moleculares que mostrou independentemente essa proximidade entre Aschelminthes e os Arthropoda (Aguinaldo *et al.*, 1997).

O problema metodológico que se apresenta, portanto, é que, se não fazemos um estudo crítico das hipóteses de homologia primária propostas na literatura, podemos enxergar equivocadamente as relações de parentesco entre os grupos, não aproveitamos inúmeras relações de homologia primária que geram novos caracteres e codificamos erradamente os caracteres disponíveis, implicando análises cujos resultados tendem a manter as topologias preexistentes. Esse é um ciclo vicioso. O conhecimento de caracteres polarizados no decorrer de uma análise, que gera uma topologia provisória, deve ser utilizado (com bastante cuidado) para tentar iluminar as hipóteses de homologia primária dos caracteres que apresentam alta incongruência, seja na determinação inicial das relações entre os grupos externos, seja no próprio trabalho de determinação das relações de parentesco entre os táxons terminais do grupo interno. É evidente que uma má condução nesse processo poderia levar a um raciocínio circular, mas não parece haver circularidade pior que aquela induzida pela interpretação tradicional de homologia primária, a única disponível quando não temos o nosso próprio ponto de partida.

POLARIZAÇÃO: ESCOLHA DOS GRUPOS EXTERNOS

Quando as hipóteses de homologia primária estão bem estabelecidas, o passo seguinte na análise é a determinação de polaridade dos caracteres. As formalizações de procedimentos para o enraizamento de árvores não enraizadas tem sido gradativamente melhoradas desde as propostas iniciais de Hennig. Os procedimentos formais –isto é, esses algoritmos– de polarização geram as hipóteses em análises computacionais. A *construção do protocolo da análise*, no entanto, é feito manualmente. Nixon & Carpenter (1993) fizeram o melhor trabalho publicado até agora nessa área e traz recomendações muito claras para a escolha de grupos externos. Entretanto, ele não elimina a necessidade de haver premissas sobre a monofilia do grupo de estudo ou sobre a monofilia de um grupo ainda mais abrangente que permita gerar uma hipótese básica de polaridade para testar a monofilia do grupo interno –isto é, o enraizamento só pode ser feito com uma hipótese a priori de monofilia em algum nível. Cada estudo, seguindo corretamente Nixon & Carpenter (1993), deve fazer uma seleção cuidadosa de grupos externos. Caso essa seleção (que não é computacional) seja mal feita, a probabilidade de gerar falsas hipóteses de polaridade será alta, com a conseqüente geração de ruído na análise (a mero título de reforço: "ruído", aqui, corresponde à inclusão de caracteres incongruentes com as sinapomorfias verdadeiras, o que, na análise, força a reunião de determinados ramos terminais em falsas unidades monofiléticas; quanto maior a quantidade de ruído, mais difícil será a obtenção da filogenia verdadeira).

A escolha dos grupos externos não é um procedimento simples ou automático. A simples inclusão de um número grande de grupos externos não aponta para a solução do problema. É necessário critério e cuidado na análise. Tomar dez espécies todas pertencentes ao grupo-irmão imediato do táxon de estudo é menos eficiente que tomar cinco espécies de ramos em cinco níveis de generalidade distintos externos ao grupo de estudo. Tomar duas espécies de cada ramo em cinco níveis sucessivamente mais abrangentes entre os grupos externos possivelmente gerará hipóteses mais confiáveis que tomar uma única espécie em dez níveis. O motivo é que tomar duas espécies diminui a probabilidade de que uma eventual homoplasia entre grupos internos e grupos externos afete a análise. Tomar duas espécies de subgrupos bastante distintos dentro de cada um dos ramos externos é melhor que tomar duas espécies muito próximas dentro de cada ramo (pelo mesmo motivo). Tomar espécies de grupos externos muito apomórficas em relação às estruturas comparadas nos grupos internos implica em dificuldades de comparação e eventual erros de homologia primária. O uso de um rol fixo de espécies para funcionar como grupos externos às vezes implica em dispor de um determinado número de caracteres não-comparáveis, diminuindo a possibilidade de polarização correta. Assim, é mais conveniente reconstruir os planos-básicos de grupos externos em diferentes níveis, utilizando muitas espécies de cada grupo. Isso diminui o risco de problemas de comparação com espécies isoladas em cada ramo. Em resumo, os critérios detalhados de seleção dos grupos externos têm implicações diretas na qualidade das hipóteses de polarização feitas.

Assim,

Quais são, precisamente, os melhores critérios de seleção de grupos externos para a geração de hipóteses de polaridade?

ELEMENTOS COGNITIVOS E ELEMENTOS COMPUTACIONAIS NAS ANÁLISES FILOGENÉTICAS

Foram indicados acima os principais cuidado na construção de hipóteses corretas de caracteres, que resultem em boas matrizes. Parece indispensável o uso de ferramentas computacionais para a análise filogenética de matrizes de grande porte –tanto no número de caracteres quanto no número de táxons. É necessário muita experiência para chegar manualmente à árvore ou a todas as árvores mais parcimoniosa, quando as matrizes contêm muita incongruência e, mesmo com experiência, é muito arriscado dispensar as análises computacionais. Se o usuário conhece bem as opções dos programas de análise filogenética, o uso da ferramenta computacional é excelente e altamente recomendável. A disponibilidade de programas de análise foi um avanço importante no desenvolvimento filogenético. Por outro lado, a produção do cladograma pelo computador corresponde apenas a uma das etapas da análise como um todo. É necessário compreender quais são as implicações *de cada caráter* para a origem de uma determinada topologia e compreender precisamente porque (ou seja, quais caracteres são responsáveis) se chegou àquela topologia. Muitas vezes, é possível perceber que a análise final dos resultados foi suprimida, havendo apenas a reprodução, na publicação, dos resultados do computador...

A maior parte das limitações em estudos filogenéticos, no entanto, não está na parte numérica da análise. *Não há programa de computador que conserte matrizes ruins!*

Matrizes ruins geram cladogramas ruins! Há milhares de cladogramas falsos para cada politomia com até seis táxons terminais, milhões de cladogramas falsos para cada politomia com mais de oito táxons terminais e bilhões para mais de onze! Como é dito no jargão da área, *se entra lixo, sai lixo*. Nenhum programa gera boas topologias a parte de matrizes cheias de problemas.

A maior dificuldade na análise filogenética, portanto, não é operar matrizes boas. Um desafio suficientemente complicado, como foi visto acima, é operar os programas de análise com conhecimento conceitual, o que a maioria dos usuários não sabe fazer. O desafio maior, no entanto, é produzir matrizes boas.

O que são matrizes boas? Matrizes boas são matrizes com hipóteses corretas de:

(1) homologia primária;
(2) delimitação correta de condições de caracteres;
(3) definições claras de condições de caracteres;
(4) codificação correta de condições de caracteres;
(5) polarização correta de condições de caracteres e

(6) verificação correta das condições de caracteres nos táxons terminais.

Apenas com matrizes bem elaboradas é possível discernir corretamente entre sinapomorfias, homoplasias, simplesiomorfias e reversões. As matrizes ruins apresentam vários caracteres ruins que se parecem homoplasias, mas que na verdade são apenas hipóteses equivocadas de evolução de caracteres –"ruído". Computadores não sabem distinguir entre homoplasias verdadeiras e falsas. Uma quantidade relativamente alta de ruído impede que as sinapomorfias sejam reconhecidas, gerando falsas hipóteses de homoplasia. *Matrizes boas são matrizes com um número proporcionalmente grande de caracteres bem analisados.* Isso também minimiza a perda de caracteres por incapacidade de análise.

De modo geral, no ensino da análise cladística tem-se dado ênfase à necessidade de inferir corretamente a topologia ou as topologias igualmente parcimoniosas a partir de uma base de dados. Essa preocupação não é à toa. Com as milhões de topologias possíveis, equivocar-se a partir de uma matriz é muito fácil. Com a "pressão psicológica" das classificações tradicionais, optar por árvores menos parcimoniosas é uma tentação muito forte. A oposição aos "tradicionalistas" –no sentido dos sistematas que começam uma análise com uma classificação para o grupo já em mente– por parte dos cladistas está correta. Entretanto, as dificuldades políticas inerentes à sociologia da ciência parece ter levado a um exagero a importância dada à parte computacional da análise. Isso não significa que os "cladistas" não sabem que matrizes ruins geram cladogramas ruins. Significa apenas que a retórica de exposição e defesa de critérios na análise atualmente na literatura está deslocada de modo exagerado para um aspecto, à custa de outro; nominalmente, há um exagero da importância dos procedimentos de *análise de matrizes*, em detrimento dos procedimentos de *análise dos caracteres que produzem a matriz*. Essa posição foi apresentada por Marshall (1989), mas não obteve muito eco nos trabalhos posteriores que discutem aspectos metodológicos na literatura.

Essa crítica não é direcionada aos "cladistas". A falta de detalhamento dos procedimentos de geração dos caracteres é responsabilidade de toda a comunidade de filogeneticistas, sejam mais ou menos ortodoxos ou numéricos. De fato, esse parece ser o grande problema a ser debatido nos próximos anos. As análises moleculares tiveram que lidar mais diretamente com esse problema, uma vez que ficou patente nos estudos de seqüências de bases que o alinhamento inicial de trechos inteiros de DNA ou RNA torna necessário lidar com o problema de homologia.

Depois de mais de dez anos de trabalhos de reconstrução filogenética utilizando seqüências moleculares, estão começando a aparecer análises retrospectivas críticas sobre aspectos metodológicos envolvidos na análise: estão sob suspeita vários dos algoritmos utilizados para executar o alinhamento, vários dos algoritmos utilizados para determinar a seqüência de mudanças, vários dos algoritmos utilizados para reunir táxons terminais em grupos supostamente monofiléticos e vários dos trechos de moléculas utilizados para estabelecer relações de parentesco em determinados níveis evolutivos. Conseqüentemente, muitas das topologias propostas feitas com bases de dados moleculares contrastantes com outras filogenias devem ser olhadas com grande ceticismo. Isso evidentemente não invalida o uso desse tipo de informação. Ao contrário, reforça o valor das filogenias moleculares construídas com uma metodologia estritamente correta.

O crescente uso conjunto de dados moleculares e não-moleculares (chamado "evidência total") mostra que a dependência dos dados não-moleculares ainda é grande. Algumas dificuldades no uso de dados moleculares (custos e problemas técnicos) indicam que o uso de dados não-moleculares para a obtenção da melhor estimativa de filogenias ainda será importante por um tempo considerável. Assim, é inevitável que sejam desenvolvidos critérios para a construção de matrizes não-moleculares tecnicamente corretas.

ETAPAS COGNITIVAS ("MANUAIS") DA ANÁLISE

O que se chama genericamente de "método manual" na literatura, como visto acima, não corresponde a um conjunto único de procedimentos. Pelo contrário. No entanto, alguns autores (Marshall, 1989; Amorim, 1994; Moura & Christoffersen, 1996; von Sternberg, 1997) têm chamado a atenção (às vezes com uma referência equivocada a um "método manual") para a necessidade de uma ênfase apropriada nos procedimentos de geração de matrizes de dados corretas. Caracteres, como foi visto, não são entidades *per se*, não são dados primários. Não é possível "enxergar" caracteres olhando organismos, por paradoxal que isso pode parecer. Pelo contrário, caracteres são hipóteses complexas, com um nível de abstração elaborado e dependentes de uma série de hipóteses que se apoiam umas sobre as outras.

A estrutura do protocolo de análise sugerida no Capítulo 11 corresponde a um algoritmo informal para executar o processo de construção de caracteres. Há algumas diferenças importantes em relação aos procedimentos expostos na literatura. Primeiramente, na literatura, de modo geral, sequer se tratam dos procedimentos de construção de séries de transformação. Pouco se fala dos procedimentos pré-matriz. Segundo, lendo os livros que ensinam os procedimentos de análise (Wiley, 1981; Wiley *et al.*, 1991; Forey *et al.*, 1992), tem-se a impressão de que as duas fases na análise, de levantamento de caracteres e a de análise da matriz são completamente distintas, sendo que a segunda é executada apenas depois de completada a primeira. É possível que essa impressão seja resultado de uma posição ideológica explícita. De fato, conhecendo os procedimentos empíricos de alguns cladistas, percebe-se que uma postura comum é preocupar-se com a filogenia do grupo apenas depois de levantados todos os caracteres. E que, uma vez com a matriz em mãos, não se volta aos caracteres.

A posição assumida aqui é exatamente oposta. A análise de cada caráter deve ser seguida da compreensão de suas implicações em termos da topologia do grupo, considerando o conjunto dos caracteres já levantados —já a partir do primeiro caráter. A construção de cada caráter, assim, deve seguir rigorosamente todos os procedimentos:

(1) comparação de estruturas para as quais haja uma hipótese

de homologia primária;
(2) identificação e descrição das diferenças encontradas nos vários grupos;
(3) verificação das condições presentes nas espécies amostradas de cada táxon terminal da análise;
(4) solução dos casos eventuais de variação dentro de cada ramo terminal;
(5) comparação com o espectro de grupos externos tomados na análise;
(6) estudo cuidadoso dos casos de caracteres de estados múltiplos para a construção de séries de transformação ramificadas ou lineares ou a manutenção das condições como não-comparáveis;
(7) reunião do conjunto de táxons terminais que apresentam a condição apomórfica (ou, se houver mais de uma, as condições apomórficas).
(8) comparação com a distributividade de outros caracteres (se houver mais de um), verificando a ocorrência de incongruências.

Nenhum desses procedimentos é automático e todos eles exigem cuidados especiais. O primeiro deles corresponde à determinação da homologia primária das estruturas comparadas. Normalmente, é necessário um bom conhecimento de evolução das estruturas envolvidas nos grupos externos para evitar erros de interpretação de homologia. Isso exige um excelente conhecimento geral.

Para cada caráter em que as hipóteses de homologia estiverem erradas, as inferências filogenéticas correspondentes estarão erradas. Cada caráter com uma hipótese errada na matriz cria uma "pressão" sobre os demais caracteres da matriz na geração de uma topologia. Quanto maior a proporção de caracteres equivocados na matriz, maior o risco de afastamento da topologia verdadeira. Como se sabe, a análise de matrizes sem problemas de interpretação incorreta de homologia primária já representa um problema considerável, devido às não-homologias secundárias (isto é, as homoplasias e reversões verdadeiras). A adição de caracteres equivocados à análise, portanto, torna a inferência de topologias corretas um exercício de tiro ao alvo móvel com os olhos vendados.

A identificação de diferenças entre estruturas homólogas e, depois, sua descrição apropriada às vezes não representa problema, se estamos trabalhando com grupos ou estruturas bastante diferentes entre si. No entanto, quando as diferenças entre as várias estruturas começam a ser sutis, a análise começa a se tornar particularmente crítica. Qualquer pessoa com um pouco de experiência em análise filogenética sabe que, em algumas situações, é difícil garantir que algumas diferenças encontradas não são resultado de artefatos. Em casos de evolução de estruturas complexas, às vezes é difícil saber o que está evoluindo –por exemplo, se está havendo aumento do comprimento de uma estrutura ou redução na largura. Em muitas situações, a compreensão da evolução de uma estrutura só pode ser feita considerando várias outras estruturas próximas.

A verificação das condições nos táxons terminais também não é necessariamente um procedimento mecânico, embora possa parecer. Às vezes, as espécies ou populações pertencentes a um táxon terminal são idênticas em relação a uma estrutura ou gene. No entanto, há uma variedade de situações em que a análise se complica. As modificações ocorridas ao longo da evolução interna dentro de cada ramo terminal em alguns casos faz com que seja difícil comparar as diferentes espécies amostradas. Lidar com caracteres de variação contínua representa um desafio. Às vezes, um estudo com amostragem limitada mostra um intervalo entre as medidas nas espécies ou indivíduos amostrados de cada táxon terminal, mas um exame mais cuidadoso pode mostrar que há sobreposição entre diferentes táxons terminais. Há casos em que nossa fonte de informação é a literatura, com uma descrição imprecisa ou questionável das espécies. Em muitas situações, as estruturas não são realmente idênticas entre os táxons terminais ou dentro dos táxons terminais, levando a dúvidas sobre como codificar os vários grupos.

Os casos de variação dentro de cada táxon terminal são comuns. Em princípio, quando incluímos um táxon terminal em uma filogenia, o que estamos fazendo é apontando qual seria a posição filogenética da espécie ancestral daquele grupo (se é um grupo supraespecífico) em relação às espécies ancestrais de outros ramos terminais (supondo que todos eles são monofiléticos). *Isso significa que cada posição na matriz corresponde à condição de cada caráter no plano-básico de cada táxon terminal.* Logo, codificar os caracteres em uma matriz corresponde a uma inferência filogenética de complexidade considerável em relação à própria condição dos caracteres nos táxons terminais. São necessários critérios para a atribuição da condição de cada caráter em táxons terminais com variação. O ideal seria incluir mais de uma espécie por táxon terminal na matriz, de maneira que o próprio resultado da análise reuniria —ou não— as espécies sob um mesmo táxon terminal. Às vezes, no entanto, isso é inviável. Como as espécies que apresentam variação dentro de cada táxon terminal nem sempre são as mesmas para os vários caracteres, uma solução completa do problema seria a inclusão de todas as espécies de todos os táxons terminais. Isso não solucionaria, por outro lado, o problema de haver variação intra-específica (em que seria necessário fazer matrizes de indivíduos), além de haver o problema de níveis altos de generalidade, quando cada táxon terminal pode incluir milhares ou centenas de milhares de espécies. A recomendação é que, para cada caráter, seja feita uma inferência sobre qual é o plano-básico do táxon terminal. Matrizes, cabe repetir mais uma vez, elas mesmas são hipóteses complexas.

A comparação com grupos externos é muitas vezes simples: há duas condições dentro do grupo de estudo, uma das quais está presente em várias das espécies amostradas pertencentes a grupos externos em diferentes níveis de generalidade; a condição exclusiva do grupo de estudo é tomada como apomórfica. Em muitos casos, no entanto, os grupos externos apresentam as mesmas duas ou três ou mais condições encontradas entre os táxons terminais do grupo de estudo; às vezes, os grupos externos, mesmo os mais próximos, apresentam a estrutura comparada em uma condição ainda mais plesiomórfica que as duas ou mais outras condições encontradas no grupo de estudo, gerando um

problema de ordenamento da série de transformação; às vezes, os grupos externos simplesmente não possuem a estrutura comparada, de maneira que não há como polarizar a série de transformação dentro do grupo de estudo utilizando os grupos externos; às vezes, nos grupos externos, elas são tão apomórficas para outras séries de transformação que a compreensão da evolução da estrutura em um grupo interno é muito complicada.

Utilizar corretamente os caracteres de estados múltiplos talvez seja um dos maiores desafios em análises filogenéticas. Excluídos os casos simples –com duas ou três condições no grupo externo na série de transformação–, lidar com muitas condições diferentes de uma mesma estrutura pode exigir muito esforço e cuidado de interpretação. É necessário, primeiramente, não confundir duas situações difíceis diferentes: quando há estruturas complexas, com caracteres (isto é, séries de transformação) para várias partes diferentes; e quando há condições diferentes para uma mesma parte de uma estrutura, que permitiria falar de várias condições em uma mesma série de transformação. Em alguns casos, essas duas situações são confundidas, gerando erros de interpretação.

Uma mandíbula, por exemplo, é uma estrutura complexa. Ela pode ter mudanças na forma geral (por exemplo, um alongamento), mudanças na extremidade anterior, mudanças específicas na área de encaixe de cada um dos dentes, ou mudanças nos côndilos. Talvez fosse possível encaixar em uma mesma série de transformação três ou quatro formas diferentes dos côndilos, mas não convém colocar mudanças nos côndilos na mesma série de transformação que mudanças na forma geral da mandíbula.

Pode-se falar em caracteres de estados múltiplos quando várias condições são encontradas precisamente para a mesma estrutura ou, mais precisamente, a mesma parte de uma estrutura. Assim, se a projeção mediana de uma estrutura tem várias formas, cada uma das formas deverá ser considerada uma condição diferente de um mesmo caráter. Ainda assim, se a série de transformação diz respeito a uma parte dessa projeção, é necessário discernimento para determinar se, de fato, estamos comparando condições homólogas: a forma de uma parte de uma projeção em um grupo não pode ser comparada com a projeção como um todo em outro grupo.

Depois de solucionar os casos de codificação incorreta de caracteres não-homólogos (que se parecem com casos de caracteres estados múltiplos), é necessário encontrar solução para as séries de transformação com várias condições. Qual é a condição mais plesiomórfica no grupo e quais modificações essa condição mais plesiomórfica sofreu para gerar as várias condições apomórficas? A série de transformação é linear ou modificada? Nem sempre é simples fazer essa análise, porque em algumas situações as condições nos planos-básicos em diferentes níveis não são exatamente iguais às condições encontradas em nenhum dos grupos atuais. Isto é, ocorreram modificações em ambos os ramos de um par de grupos-irmãos que fazem com que a condição completamente plesiomórfica não possa ser observada em nenhum grupo recente –e, portanto, tem que ser reconstruída. Esse processo, de reconstrução de planos-básicos, será mais difícil em função da experiência de quem faz a análise e da complexidade das estruturas envolvidas. Identificadas as modificações ocorridas em cada nível, é necessário transformar essas várias mudanças em diferentes caracteres. Muitas vezes, o estudo da evolução de uma estrutura complexa mostra várias séries de transformação que se somam. Assim, meramente codificar as várias condições de uma estrutura como A, B, C, D etc. nos ramos terminais e tratar a série como "não-ordenada" não é suficiente para gerar caracteres verossímeis em uma matriz. Eles misturam séries de transformação independentes e ocultam informação. É relativamente comum que simplesmente se abandonem os caracteres complexos, apesar de extremamente ricos em informação pela dificuldade de se conseguir uma análise consistente, levando a um empobrecimento da matriz.

Depois de passar por essas várias etapas de identificação das diferenças, codificação, descrição, verificação, polarização e ordenamento, é possível realizar a análise de parcimônia da matriz –usando ferramentas computacionais ou não. Como é fácil perceber, há *inúmeros* erros possíveis, com dificuldades e "armadilhas" na análise primária dos caracteres. Algumas dessas etapas podem ser facilitadas com procedimentos computacionais (como polarização e ordenamento), mas ainda assim exigem decisões não-computacionais. Isso efetivamente não representa conflito entre métodos numéricos e não-numéricos; representa apenas o reconhecimento de que há uma "fase pré-matriz" (ou de construção da matriz) e uma "fase pós-matriz" (ou de análise dos dados depositados na matriz). Esse esforço para realçar as dificuldades inerentes à construção de matrizes pretende, assim, *eliminar* a idéia ingênua de que "aquilo que o computador produz, quando damos uma matriz de dados e utilizamos um programa de análise cladística, corresponde necessariamente a uma filogenia". O resultado dado por um programa vai corresponder a uma filogenia na medida da qualidade dos dados da matriz e da escolha apropriadas das opções de análise. De outra forma, temos apenas uma versão piorada de análise de semelhança, executada com computadores e travestida de evolutiva.

Retornemos aos protocolos do Capítulo 11. A construção das séries de transformação, em princípio, é e deveria manter-se *independente de teorias biológicas relacionadas à evolução do táxon ou à evolução de outros caracteres*. As teorias de evolução de grupos biológicos deveriam ser inferidas a partir dos cladogramas obtidos, ao invés de serem condicionantes da construção dos cladogramas.

A análise das incongruência em matrizes, portanto, mostra-se uma ferramenta auxiliar indispensável para a detecção de erros na construção das listas de caracteres e preparação das matrizes. A verificação das séries de transformação incongruentes em um estudo não precisa esperar o final da construção da matriz. Cada caráter incongruente encontrado deve levar a uma verificação das causas possíveis de incongruência. Uma das causas é que seja um caso real de homoplasia. Entretanto, é relativamente fácil, com a luz lançada pelos demais caracteres, encontrar hipóteses mal construídas de séries de transformação. Às vezes, os erros são grosseiros, como errar no momento de digitar "0" ou "1" na matriz, fato relativamente comum na digitação das primeiras

versões de matrizes grandes. A existência de incongruências, portanto, deve gerar em um primeiro momento a conferência das anotações das condições dos caracteres na matriz. Feita essa verificação e mantida a incongruência, deve-se voltar e verificar toda a estrutura do protocolo e as decisões tomadas em cada etapa da análise. Em muitos dos caracteres é relativamente fácil, em especial se já se tem alguma experiência, encontrar os caracteres críticos. Eles devem ser corrigidos ou, se não é possível propor uma série de transformação corretamente estruturada, desativados.

PESAGEM *A POSTERIORI* DE CARACTERES

Parcimônia simples e pesagem sucessiva

Depois de supostamente solucionados todos os casos de caracteres mal construídos na matriz, deve ser feita a análise conjunta de caracteres para a busca dos cladogramas que supostamente representam a história filogenética do grupo, de preferência utilizando um programa numérico para haver certeza de que não serão deixadas de fora as árvores mais parcimoniosas e de que não serão resgatadas apenas parte das árvores mais parcimoniosas, nos casos em que a matriz permite mais de uma topologia com o mesmo número de passos. Essa análise pode ser feita sob duas diretrizes básicas. Parcimônia simples e com pesagem de caracteres. A parcimônia simples confere pesos iguais a absolutamente todos os passos encontrados na matriz de caracteres. A análise por pesagem sucessiva discrimina, entre os caracteres, aqueles de alta, média e baixa congruência (segundo uma classificação determinada anteriormente) e dá pesos diferenciados a alguns caracteres quando a análise se inicia (Farris, 1969).

"Pesagem" significa atribuir um valor relativo aos caracteres. Todas as análises apresentam alguma forma de ponderação. A situação mais simples é atribuir peso igual (ou seja, peso 1) a todos os caracteres. *Peso igual, no entanto, também é uma decisão pessoal na análise!* Há outros critérios possíveis para estabelecer pesagem, mas eles muitas vezes são controversos. Os adeptos de parcimônia simples (peso igual) tendem a rejeitar qualquer tipo de pesagem. O argumento principal é que a pesagem seria resultado de uma visão *a priori*, subjetiva, que condiciona os resultados. Ainda que a atribuição de pesos iguais a todos caracteres também seja arbitrária, essa pesagem seria o subjetivismo com menor probabilidade de interferir negativamente na obtenção da topologia verdadeira. No entanto, há situações em que a atribuição de pesos é feita *a posteriori*, escapando desse subjetivismo mais primário. Uma delas corresponde à atribuição de pesos diferentes a transversões e transições, na análise de dados moleculares, mas há resistência a esse procedimento. Outra forma de pesagem, cada vez mais utilizada, é a chamada *pesagem sucessiva*. A pesagem sucessiva é feita atribuindo peso aos caracteres em função do seu grau de incongruência em relação aos demais caracteres. A incongruência não é uma interpretação pessoal, mas um atributo dos próprios caracteres. Finalmente, há algumas outras técnicas relativamente eficientes de conferir pesos aos caracteres depois das análises iniciais.

O resultado das análises das mesmas matrizes utilizando parcimônia simples e pesagem sucessiva, é importante deixar claro, nem sempre são iguais. Em situações mais simples, na análise de matrizes com incongruência relativamente baixa, os resultados costumam ser idênticos. A congruência interna entre os caracteres sinapomórficos leva à interpretação de que os caracteres incongruentes são homoplásticos tanto em uma análise de parcimônia simples quanto em uma análise de pesagem sucessiva. Entretanto, quando a proporção de caracteres incongruentes é muito alta em relação ao total de caracteres, caracteres homoplásticos podem forçar alternativas, em termos de número de passos, à topologia dada pelos (relativamente poucos) caracteres congruentes entre si. As homoplasias têm surgimento aleatório e, desse modo, estatisticamente não compõem um conjunto com congruência entre si maior do que as sinapomorfias (se elas estão presentes nas séries de transformação).

Na pesagem sucessiva, é dado peso mais baixo para os caracteres com maior incongruência e peso mais alto aos caracteres com maior congruência. Com isso, a topologia inicial é dada exclusivamente pelos caracteres de alta congruência. *Os caracteres incongruentes, desse modo, não interferem na construção da topologia básica da árvore.* Eles são adicionados apenas depois que os caracteres de alta congruência interna foram utilizados. Isso implica um aproveitamento máximo da informação, sem a eliminação *a priori* de caracteres por serem "ruins" (=altamente homoplásticos). De modo geral, os caracteres próximos ao nível de população ou espécie podem ser polimórficos e têm alta taxa de incongruência e serão excluídos das passagens iniciais de ponderação. A posição aceita aqui é que o programa de pesagem sucessiva é mais poderoso como método de recuperação da informação filogenética que a parcimônia simples (com algumas adições feitas abaixo).

A maior parte dos pacotes de programas de análise filogenética disponíveis atualmente apresenta as opções de pesagem sucessiva e de parcimônia simples. Em alguns trabalhos eles têm sido utilizados sem uma discussão mais detalhada do significado das diferenças encontradas entre os resultados. Em outras situações, simplesmente não há menção do programa de pesagem sucessiva, sendo apenas utilizada a opção de parcimônia simples. Uma vez que o pacote de análise numérica apresenta as duas opções, no entanto, a exclusão de um deles deveria ser justificada ou ao menos comentada, o que raramente acontece. Isso mostra apenas que alguns usuários de programas de análise apenas buscam *alguma* topologia, sem se preocupar com o substrato teórico subjacente à análise. Na verdade, parece estar começando apenas agora uma discussão mais aberta das diferenças entre a parcimônia simples e a pesagem sucessiva. O fato é que existem premissas diferentes que condicionam a construção de cada um desses algoritmos. Elas são irrelevantes se o resultado da análise é o mesmo, mas são especialmente importantes se os resultados da análise utilizando um ou outro algoritmo são distintos.

Apomorfias como aquisição ou perda de estruturas

A discussão sobre apomorfias como ganhos de estruturas ou como perdas secundárias de estruturas existentes é importante por mostrar que atribuir peso igual a todos os caracteres em uma análise de parcimônia simples

também é um procedimento "subjetivo". Quando se atribui peso igual a todos os caracteres, está sendo informado ao programa que todos eles são entidades probabilísticas idênticas, ou seja, eles correspondem a hipóteses igualmente prováveis de surgimento múltiplo. Essa premissa é verdadeira? De modo geral, não deve ser. Entretanto, uma vez que não conhecemos a base genética dos caracteres fenotípicos, não é possível afirmar quantas mutações estão envolvidas ao passarmos de uma condição plesiomórfica para uma apomórfica. A solução mais simples para lidar com essa dúvida seria atribuir peso idêntico a todos os caracteres. Isso evitaria a atribuição arbitrária de pesos diferentes a caracteres diferentes. Essa ponderação arbitrária está sujeita à pressão para "adaptar" a matriz (agora ponderada) de caracteres a uma visão *a priori* sobre a evolução de um grupo. Entretanto, há algumas situações que poderiam ser discriminadas sem que isso corresponda a um apriorismo.

Uma delas é exatamente discernir quando uma apomorfia corresponde à aquisição ou à perda de estruturas. Há informação biológica suficiente para compreender que evolutivamente essas duas situações são bastante distintas. O surgimento de uma estrutura fenotípica nova (morfológica, bioquímica, fisiológica, etológica, etc.), em especial se ela apresentar alguma complexidade, deve implicar na ação concomitante de várias mutações. Todas elas são indispensáveis para que o produto final –a forma nova da estrutura, a condição apomórfica na série de transformação– seja produzida. Por outro lado, uma vez que a produção de uma estrutura funcional em um indivíduo depende de uma soma de fatores ao longo de seu desenvolvimento ontogenético, se ela deixa de ser indispensável para a sobrevivência do indivíduo, mutações em sistemas genéticos diferentes podem provocar o mesmo efeito final, qual seja, que aquela estrutura não seja produzida no adulto ou em determinada fase do seu desenvolvimento. Em resumo, há um conjunto único de mutações que são simultaneamente necessárias para que uma estrutura seja produzida na forma que ela é, enquanto que há várias mutações diferentes possíveis que podem resultar na perda evolutiva dessa estrutura. De um ponto de vista probabilístico, isso significa que a perda de estruturas existente é mais provável que o surgimento de uma estrutura nova (Christoffersen & Amorim, 1989).

Estruturas simples e complexas

Uma outra situação é a comparação do surgimento múltiplo de caracteres simples e complexos. Não resta dúvida de que qualquer definição do que é "simples" ou "complexo" do ponto de vista evolutivo resultaria arbitrária. Estudos atuais mostram que genes responsáveis pelo desenvolvimento podem, com mutações pontuais, resultar em efeitos profundos na estrutura do corpo. Entretanto, de modo geral, "diferenças simples" entre estruturas são resultados de uma única mutação, enquanto que "diferenças complexas" entre estruturas devem ser resultado de modificações que se somam. Feneticamente, é difícil estabelecer limites claros, mas na prática, em alguns casos essas diferenças são óbvias. Alguns caracteres simples parecem ser a mudança da posição de uma cerda em relação à posição de outras cerdas, ou a mudança do padrão de cor dos pêlos em uma parte do corpo, ou a diferença no ângulo de uma determinada cúspide em um dente, ou o aumento em extensão de um tentáculo. Caracteres complexos poderiam ser o surgimento do mel de abelhas; o surgimento de um formato único de cerda, com um achatamento e alargamento no ápice, conferindo-lhe um formato espatular; a subdivisão de um grande osso craniano em partes menores; o surgimento de um padrão complexo de coloração; o surgimento de uma câmara cardíaca adicional; ou a transformação de um órgão como metanefrídeos em glândulas coxais.

Há algumas recomendações gerais para lidar com caracteres complexos. Quando é possível verificar a ocorrência de caracteres diferentes agindo simultaneamente para gerar uma mesma condição final, mais de uma série de transformação deve ser construída, evitando de lançar um conjunto de modificações distintas sob um mesmo caráter. Assim, é óbvio que as "apomorfias" "placenta ausente/presente", "oviparidade/viviparidade", "asa presente/ausente", "membros anteriores com apoio no solo/membros anteriores transformados em asa", "sistema circulatório fechado e celoma/formação de uma hemocele" e "notocorda ausente/presente" representam, na verdade, um conjunto grande de mutações reunido sob um mesmo nome geral. Há alterações morfológicas, fisiológicas, histológicas, bioquímicas, comportamentais e autoecológicas concomitantes envolvidas no surgimento de cada uma dessas novidades evolutivas. Quando isso não gera conflitos, apenas por conveniência elas são reunidas sob um único caráter. Em uma análise formal, no entanto, seria necessário fazer uma análise detalhada de cada um dos ossos ou vasos circulatórios ou tecidos ou outros sistemas envolvidos nas mudanças do que chamamos de uma "estrutura", separando as modificações em cada uma das partes e constituindo caracteres diferentes.

Quando as aquisições são graduais, é mais fácil mostrar o conjunto de modificações individuais que leva de uma condição mais plesiomórfica a condições mais apomórficas. Os Dermaptera formam o grupo-irmão dos Chiroptera, o que permite compreender que não apenas a estrutura óssea, mas também o patágio, teve um surgimento gradual desde a condição quadrúpede plesiomórfica dos mamíferos até a condição de animais voadores que se penduram com a cabeça para baixo, os morcegos. Na verdade, considerando a antigüidade desse grupo, é de se supor que um número de formas intermediárias estão extintas e a modificação "origem das asas" em morcegos corresponde a um acúmulo de muitas mudanças ocorridas em vários níveis da evolução do grupo. Entretanto, em algumas situações, não há nenhuma forma intermediária conhecida entre uma condição plesiomórfica e a condição apomórfica final de uma estrutura. Não há nenhum grupo atual conhecido, por exemplo, em uma posição basal no clado dos Porifera, que mostre um estágio intermediário entre o ancestral dos Metazoa e a condição atual conhecida de adultos de Porifera. Todos os grandes grupos atuais de organismos correspondem, na verdade, aos sobreviventes do que foi uma seqüência às vezes muito gradual na evolução de um grupo. Se os Dipnoi estivessem completamente extintos, seria bastante difícil compreender no nível de detalhe que conhecemos hoje as séries de transformação que resultam no

surgimento dos apêndices locomotores e do pulmão de Tetrapoda. Ainda assim, um número grande de níveis intermediários foram perdidos.

Nos casos em que não há intermediários entre a condição de completa ausência de uma estrutura e a condição de presença, é bastante delicado determinar quantos caracteres deveriam ser criados para descrever a evolução da estrutura em questão. Nesse sentido, o estudo conjunto de grupos recentes e fósseis em um contexto filogenético é especialmente importante. Veja que a importância da paleontologia aqui não é a de datação da origem de grupos, mas o de esclarecimento da seqüência de surgimento de modificações em estruturas. O conhecimento de grupos intermediários permite subdividir caracteres sem lançar mão de subjetivismos duvidosos. Em algumas situações, a presença de um único ramo adicional de um grupo extinto no cladograma provoca um efeito na otimização interna afetando positivamente o resultado de uma análise filogenética.

Esse discernimento, no estudo de grupos taxonômicos de posição hierárquica elevada, entre o que seriam estruturas "complexas" (envolvendo um número grande de mutações) e "simples" (envolvendo o que às vezes poderia ser uma única mutação) é relativamente fácil. No entanto, em análises próximas ao nível de espécie ou em níveis não muito altos na filogenia, muitas vezes, é difícil fazer qualquer prognóstico sobre a "complexidade" de estruturas envolvidas.

Ponderação *a posteriori* de caracteres

O primeiro ponto que talvez seja necessário enfatizar mais uma vez é que não deve haver ponderação *a priori* dos caracteres. Na ausência de uma análise conjunta dos dados, um caráter não deve ser considerado melhor que o outro. Sequer a discussão sobre valor adaptativo ou importância seletiva ou evolutiva deve ser considerada, uma vez que todos os grupos atuais sobreviveram desde sua origem até hoje com suas plesiomorfias e apomorfias. Todos os caracteres de grupos atuais são *adaptativos*, pois de outra maneira os grupos não existiriam.

As ponderações, portanto, se de algum modo admitidas, deveriam ocorrer *a posteriori* na análise. Isto significa que, uma vez construídas a lista e a matriz de caracteres, procede-se à construção de um primeiro cladograma utilizando o algoritmo escolhido para a análise. O resultado pode ser um único cladograma mais parcimonioso ou um número variável de cladogramas que apresenta o mesmo número de passos. O estudo da distributividade dos caracteres no cladograma ou nos cladogramas poderá mostrar a existência de incongruência entre caracteres "complexos" em relação a "caracteres simples", ou de apomorfias de "aquisição" em relação a apomorfias de "perda", ou entre condições não muito semelhantes em relação a condições idênticas.

Em muitos casos, o procedimento ideal não é a atribuição de peso aos caracteres, mas de correção na lista de caracteres ou na matriz. Em algumas situações especiais, no entanto, poderá ser considerada a possibilidade de ponderação.

Qualquer procedimento de ponderação precisará considerar quantos passos a mais são necessários para transformar um determinado caráter que aparece como homoplasia em uma sinapomorfia. Às vezes, é uma questão de critério para escolher uma entre várias árvores com o mesmo número de passos, o que é uma situação aceitável. Em outros casos, a alteração da premissa de peso igual para todos os caracteres implica uma adição de um número variável de passos. É necessário, nesses casos, fazer um estudo cuidadoso de quais outros caracteres tornam-se homoplásticos com a mudança na topologia provocada pela ponderação de um ou mais caracteres. Em alguns casos, comparando dois a dois, é fácil mostrar que um caráter é muito mais complexo que outro. Entretanto, a ponderação *a posteriori* implica em uma discussão das conseqüências em relação aos demais caracteres, o que às vezes corresponde a comparações difíceis em relação a caracteres "não tão complexos" ou "não tão simples".

Essa discussão mostra dois aspectos importantes. Um deles é que, para fazer uma ponderação *a posteriori*, é necessário um profundo conhecimento dos caracteres envolvidos, de sua distributividade na matriz, de sua distributividade no cladograma e das implicações que a ponderação de um ou mais caracteres têm sobre o conjunto dos caracteres. Há alguns programas que permitem um trabalho de computação gráfica das topologias com os caracteres, o que facilita a análise. Entretanto, isso não dispensa uma compreensão cuidadosa dos problemas teóricos subjacentes e dos problemas das séries de transformação particulares envolvidas. Além de tudo, essa é uma análise heurística. Logo, o comando da análise não pode ser feito pelo computador. Essa é uma advertência clara aos usuários de computadores que usam a ferramenta do mesmo modo que usam um forno de microondas. É necessário estudo, cuidado e discernimento para que uma análise filogenética –computacional ou não– seja bem feita.

O outro aspecto é que não há solução única. De um lado, a ausência de ponderação como procedimento metodológico rígido não é razoável de um ponto de um vista teórico; de outro, não há recomendações rígidas sobre como lidar com as diferenças intrínsecas entre os caracteres em conflito na matriz. Ainda há inúmeras dúvidas não solucionadas sobre detalhes do processo evolutivo, de modo geral, e sobre a evolução de grupos. Isso é próprio da atividade científica, que trabalha com indícios e com premissas –às vezes falsas– na interpretação de padrões. Logo, *fundamental na análise e, em especial, no texto da discussão de uma análise em uma publicação, é a apresentação translúcida de quais decisões foram tomadas em cada caso de conflito de caracteres, em termos de critérios de parcimônia e de atribuição de peso –igual ou diferente– para os diferentes caracteres envolvidos.* Considerando os problemas com a comparabilidade entre diferentes caracteres, o melhor a fazer é explicitar e justificar os procedimentos de ponderação *a posteriori* de caracteres, mesmo que esse procedimento seja o de atribuir peso idêntico a todos os caracteres da lista. Mesmo essa decisão, no entanto, precisa de uma boa justificativa.

CONCLUSÕES

Fazendo uma síntese deste capítulo, vemos que não há

oposição entre o que se poderia chamar de "método manual de análise" e de "método numérico". Há clareza de procedimentos ou procedimentos obscuros; há etapas na análise que podem ser formalizadas e transformadas em procedimentos computacionais e outras que dependem de uma avaliação heurística. Na análise, caracteres não existem *per se*; na verdade, caracteres são hipóteses complexas, com vários pontos nos quais se pode incorrer em erro. Assim, as matrizes podem ser boas ou ruins, dependendo da qualidade da base de dados. Programas computacionais não extraem cladogramas verdadeiros de matrizes ruins, o que torna necessário um cuidado especial na análise de erros potenciais, executando permanentemente reanálises dos dados. Hipóteses equivocadas de séries de transformação de modo geral geram distribuições conflitantes de caracteres. A incongruência entre caracteres é a melhor evidência da existência de problemas nas hipóteses de séries de transformação, o que permite a construção de uma estratégia de verificação das hipóteses implícitas na análise, verificando as decisões tomadas na construção dessas hipóteses já à medida em que elas vão surgindo. Mesmo depois da análise, os caracteres não são iguais de diversos pontos de vista:

(1) quanto à força das hipóteses que os sustentam;
(2) quanto à complexidade das mudanças (isto é, número de mutações supostamente envolvidas nas "apomorfias");
(3) quanto ao tipo de mudança (aquisição de novas estruturas ou perda de estruturas preexistentes);
(4) quanto à identidade entre as condições codificadas como iguais na matriz;
(5) quanto ao grau de congruência interna entre os caracteres.

Isso faz com que alguns procedimentos possam ser tomados para evitar uma análise em que todos os caracteres apareçam como hipóteses equiprováveis quanto a um surgimento múltiplo. O procedimento *a posteriori* mais recomendado é o método de pesagem sucessiva (Farris, 1969), que pode ser implementado com um conhecimento ontológico dos caracteres envolvidos. Acima de tudo, no entanto, é necessário clareza na exposição dos procedimentos utilizados e na justificativa para as decisões tomadas nas várias etapas da análise. Isso inclui as decisões gerais quanto a algoritmos da análise. Mas significa também que os caracteres de uma lista deveriam ser objeto de considerações sobre os elementos que sustentam as hipóteses de homologia, dificuldades na discriminação entre as várias condições encontradas, identidade das condições em diferentes grupos terminais, polarização e ordenamento de séries de transformação de estados múltiplos.

Assim, os "procedimentos manuais" —conforme a conceituação aqui adotada— não competem com o cladismo enquanto método de produzir cladogramas a partir de matrizes. De fato, o "método manual" não é um método de inferência da melhor árvore a partir de matrizes de caracteres. Eles seriam, mais propriamente, o conjunto de procedimentos de *construção* de matrizes livres de erros e equívocos, e a compreensão das *diferenças entre as hipóteses* às quais os caracteres correspondem no quanto eles interferem na aceitação dos cladogramas obtidos sem qualquer atribuição de peso aos caracteres. O uso de métodos numéricos, dentro desse contexto estrito, corresponde a uma ferramenta fundamental. Os procedimentos manuais correspondem à iluminação que o conjunto de caracteres disponíveis fornece uns aos outros, desde que utilizados os procedimentos normais de parcimônia, à medida em que eles surgem, gerando cladogramas parciais. Não faria muito sentido, assim, em falar estritamente em uma fase pré-matriz e uma fase pós-matriz, uma vez que elas seriam etapas imbricadas (veja Capítulo 15). Na maior parte das operações, embora talvez não em todas, os procedimentos aqui recomendados concordam perfeitamente com o que atualmente se denomina "cladismo." Ambos os conjuntos de procedimentos compõem o método filogenético.

Bibliografia Recomendada

Aguinaldo, T.A.M.A.; J.M. Turbeville; L.S. Linford; M.C. Rivera; J.R. Garey; R.A. Raff & J.A. Lake. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature 387*:489-493.

Amorim, D.S. 1994b. *Elementos Básicos de Sistemática Filogenética*. 1ª Edição. Sociedade Brasileira de Entomologia, São Paulo.

Christoffersen, M.L. & D.S. Amorim. 1989. O problema da aplicação do conceito de parcimônia a análises cladísticas, p. 249. *In*: Christoffersen, M.L. & D.S. Amorim, *Resumos do XVI Congresso Brasileiro de Zoologia*. Sociedade Brasileira de Zoologia, João Pessoa, PB.

Christoffersen, M.L.; D.S. Amorim & A.C. Marques. 1997. Monophyly of the Ecdysozoa: support from morphology. XVIth Meeting of the Willi Hennig Society, Washington, D.C. (23-26.October.1997).

Farris, J.S. 1969. A successive weighting approximations approach to character weighting. *Syst. Zool. 18*:374-385.

Farris, J.S. 1970. Methods of computing Wagner trees. *Syst. Zool. 19*:83-92.

Forey, P.L.; C.J. Humphries; I.L. Kitching; R.W. Scotland; D.J. Siebert & D.M. Williams. (eds.). 1992. *Cladistics, a practical course in systematics*. The Systematics Association Publication No. 10, Oxford, Claredon Press.

Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutsche Zentral Verlag.

Hennig, W. 1966a. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill. University of Illinois Press.

Hull, D. 1988. *Science as a process*. The University of Chicago Press, Chicago.

Johnson, G.D. 1993. Percomorph phylogeny: progress and problems. *Bull. Mar. Sci. 52*:3-28.

Kluge A.G. & J.S. Farris. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool. 18*:1-32.

Marshall, S. 1987. Systematics of *Bitheca*, a new genus of New World Sphaeroceridae (Diptera). *Syst. Entom. 12*:355-380.

Moura, G. & M.L. Christoffersen. 1996. The system of the mandibulate arthropods: Tracheata and Remipedia as sister groups: "Crustacea" non-monophyletic. *J. Comp. Biol. 1*(3/4):95-113.

Nixon, K.C. & J.M. Carpenter. 1993. On outgroups. *Cladistics 9*:413-426.

von Sternberg, R. 1997. Cladistics of the freshwater crab family Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda): appraising the reappraisal. *J. Comp. Biol. 2*(1):49-62.

Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, John Wiley & Sons.

Wiley, E.O., D. Siegel-Causey, D.R. Brooks & V.A. Funk. 1991. *The compleat cladist: A primer of phylogenetic procedures*. Special Publication No. 19, The University of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence.

Dalton de Souza Amorim

Capítulo 13
Respostas para os exercícios

Os exercícios propostos ao longo do livro procuram fixar a compreensão dos principais conceitos e procedimentos metodológicos expostos. Não cobrem todos os itens e tampouco podem ser considerados suficientes para um treinamento completo, mas pretendem exercitar os elementos principais a serem fixados. O objetivo dos exercícios é muito mais induzir o raciocínio através da apresentação de problemas ao leitor –forçando-o a se colocar face a determinadas dificuldades– que o de fixar respostas. Alguns exercícios são óbvios e visam destacar aspectos que, por serem muito evidentes, às vezes acabam sendo assimilados sem a necessária reflexão. Como a Sistemática é uma atividade científica, não é possível ter *certeza absoluta* de que as inferências sobre relações filogenéticas entre os membros de um grupo estejam corretas, nem nas respostas propostas pelo leitor, nem naquelas apresentadas aqui. O que mais importa é *dominar o sistema de argumentação*, de maneira que em um momento posterior à apresentação de uma conclusão seja possível alterar uma decisão anterior, caso o conjunto de evidências mostrar que não há mais suporte para a inferência feita inicialmente. Procure, se possível, redigir formalmente as respostas; isto permitirá que sua própria correção detecte falhas de compreensão, de emprego de conceitos ou de manuseio de dados. Alguns exercícios são livres; apenas por coincidência as respostas fornecidas aqui prestar-se-ão como correção.

1.1. 1) O par anterior de asas em *Musca domestica* e em *Musca xanthomelas*.

2) O palpo maxilar em *Drosophila melanogaster* e em *Drosophila serido*.

3) Um *puff* cromossômico evidente do último ínstar larval em *Rhynchosciara americana* e em *Rhynchosciara argentiniensis*.

4) A produção de vitamina C pela laranjeira comum e pela mexeriqueira.

5) A presença de um undulipódio locomotor em *Trypanosoma cruzi* e em *Leishmania chagasi*.

6) A presença de íris no olho humano e no olho de chimpanzés.

7) A redução dos membros posteriores na baleia-azul e na baleia *mink*.

8) A presença de dentes incisivos desenvolvidos em *Mus musculus* e em *Rattus rattus*.

9) A ausência de dentes na ema e no avestruz.

10) A presença de celulose em tomate e pimenta.

1.2. 1) Presença de espermatozóide na planária de água doce e presença de espermatozóide em ouriço-do-mar-preto.

2) Presença de pernas articuladas na aranha de jardim *Argiope aurantia* e em *Culex quinquefasciatus*.

3) Presença de âmnion no desenvolvimento embriológico de ornitorrinco e de *Crotalus terrificus*.

4) Presença de hemoglobina no sangue de *Tilapia nilotica* e do gorila.

5) Presença de flor em coqueiro e presença de flor em goiabeira.

6) Presença de lignina em *Araucaria araucana* e em *Notofagus brassi*.

7) Presença de clorofila em *Volvox* e presença de clorofila na samambaiaçu.

8) Presença de vértebras caudais no lagarto-verde *Ameiva ameiva* e presença de vértebras caudais na galinha doméstica.

9) Comportamento de bando em *Callithrix jacchus* e comportamento de bando no orangotango.

10) Socialidade em *Apis mellifera* e em *Tetragonisca angustula*.

1.3. 1) Osso frontal relativamente reto em *Homo sapiens* e osso frontal projetado em *Pan troglodytes*.

2) Dentes incisivos em *Rattus rattus* e dentes incisivos em *Homo sapiens*.

3) Fruto grande do coqueiro e fruto pequeno de coquinho.

4) Inoculação de veneno através de um canal interno nos dentes de *Crotalus terrificus* e através de um canal em superficial em espécies de Colubridae.

5) Pernas extremamente longas em *Tipula trivittata* e pernas muito curtas em *Psychoda cinerea*.

6) Parte anterior do corpo simples em *Lumbricus* e parte anterior do corpo formando uma ventosa em *Hirudo*.

7) Coloração das penas uniformes em *Thraupis palmarum* e penas multicoloridas na saíra-sete-cores.

8) Palpo maxilar com 4 artículos na mosca-de-banheiro *Psychoda cinerea* e com 1 artículo em *Scatopse notata*.

9) Pêlos ao redor da cabeça alongados no macho de

leão e pêlos ao redor da cabeça curtos em tigre.

10) Epiderme produzindo placas no rinoceronte de Java e pele muito grossa mas sem placas no rinoceronte africano.

1.4. 1) Dentes incisivos em roedores e em carnívoros.

2) Estrutura óssea das nadadeiras peitorais em peixes ósseos e estrutura dos membros anteriores em tetrápodes.

3) Metanefrídeos de poliquetos e glândulas coxais em tardígrados.

4) Área cortical do cérebro humano e área cortical no cérebro dos lêmures.

5) Folhas alongadas com vasos paralelos em Iridaceae e folhas com uma nervura central e um sistema de nervuras ramificadas lateralmente a partir dela em Fabaceae (Leguminosae).

6) Presença de muitas veias transversais e longitudinais nas asas de Myrmeleontidae e poucas veias transversais e longitudinais em Muscidae.

7) Asas anteriores membranosas em Ephemeroptera e élitros em Coleoptera.

8) Sistema muscular e ósseo apto a alcançar grandes velocidades em Felidae e sistema muscular e ósseo que permite velocidades muito pequenas em jabutis.

9) Gameta masculino em forma de pólen em Angiospermas e gameta masculino em forma de espermatozóide em algas verdes.

10) Sistema nervoso em rede em Cnidaria e sistema nervoso com concentração cefálica em Bilateria.

1.5. (veja Glossário).

2.1. 1) Asas de desenvolvidas (por exemplo, em moscas) e asas reduzidas (por exemplo, em Hippoboscidae).

2) Desenvolvimento hemimetabólico (em gafanhotos e baratas) e desenvolvimento holometabólico (em besouros e borboletas).

3) Bexiga natatória com função de equilíbrio e flutuação e bexiga natatória com função pulmonar.

4) Folhas verdes próximas às flores (em iridáceas) e folhas avermelhadas próximo às inflorescências - brácteas (em bromeliáceas).

5) Pescoço relativamente curto (em eqüinos e bovinos) e pescoço muito longo (em girafas).

6) Celoma desenvolvido (em anelídeos) e celoma fundido com o sistema circulatório (em artrópodes).

7) Antena longa (em grilos) e antena curta (em gafanhotos).

8) Ninhos pouco elaborados construídos no chão (feitos por emas) e ninhos tecidos com fibras vegetais (feitos por beija-flores).

9) Fisiologia osmótica própria para ambientes salinos (em sardinhas) e fisiologia apropriada para ambientes dulcícolas (em caracídeos).

10) Ciclo de vida livre (em planárias) e ciclo de vida parasitário (em tênias).

2.2. 1) Postura semiereta (em *Pan*) e postura bípede (em *Homo sapiens*). Os Anthropoidea formam um grupo monofilético; outros primatas e outros mamíferos têm a postura quadrúpede; partindo da posição quadrúpede, é mais econômico admitir que a posição semi-ereta é uma condição intermediária.

2) Jovens muito semelhantes aos adultos (em Isoptera) e jovens muito diferentes dos adultos em *Musca*. O grupo Pterygota é monofilético; nos colêmbolos, miriápodes, malacóstracos e aracnídeos, os jovens são muito semelhantes aos adultos.

3) Ausência de uma concha calcária (em anelídeos e equinodermos) e a presença de uma concha calcária cobrindo o corpo (em todos os moluscos exceto os Aplacophora). Os celomados devem formar um grupo monofilético; fora de Coelomata, nenhum grupo apresenta concha calcária.

4) Socialidade incipiente (em Sphaecidae) e socialidade muito desenvolvida (em Apidae). Os Hymenoptera são considerados um grupo monofilético; fora de Hymenoptera são muito raros (além de distantes e distintos) os casos conhecidos de socialidade, de maneia que é mais econômico admitir um incremento gradual da socialidade.

5) A habilidade de produzir uma base calcária em alguns Anthozoa é apomórfica em relação à ausência de base calcária, uma vez que em outros cnidários e em grupos externos a Cnidaria essa habilidade não existe.

6) Capacidade de parar em pleno ar de alguns Syrphidae (Diptera), dentre os Brachycera, dado o desenvolvimento da capacidade de vôo. Em outros Diptera que não são Brachycera, a capacidade de vôo é relativamente pouco desenvolvida, o mesmo acontecendo com a maior parte dos grupos de Pterygota.

7) A produção de ninho com gravetos em Aves é apomórfico em relação à ovoposição diretamente no solo, uma vez que em reptiliformes externos às aves essa grau de elaboração nos cuidados com a prole não existe, com exceção de desenvolvimentos obviamente não homólogo em mamíferos.

8) Presença de substâncias químicas "atrativas" no órgão reprodutor de plantas em Angiospermas, ausente em alguns grupos de plantas com flor e evidentemente também ausente em outros grupos de planta sem flor.

9) Uso de "cavernas" (com sua substituição por casas) nos antropóides, apomórfico em relação ao uso de espaços abertos para dormir em outros primatas. Há aparecimento homoplástico desse caráter em outros grupos.

10) Transformação, em Hymenoptera, de parte do ovopositor em ferrão. Alguns grupos de himenópteros não têm ferrão (embora também haja casos de perda secundária), o que também acontece em outros grupos de Insecta.

2.3. 1) Muitas nervuras transversais na asa de Tipulidae, poucas nervuras transversais na asa de Anisopodidae e nervuras transversais virtualmente ausentes em alguns Cecidomyiidae (Diptera).

2) Número grande de metâmeros isomórficos no corpo (acima de 50) no plano básico de Articulata, como se vê em alguns poliquetos, número intermediário de metâmeros no corpo (cerca de 30) em muitos Myriapoda e número limitado de metâmeros em Insecta (19).

3) Presas sem sulco inoculador de veneno (cobras

leão e pêlos ao redor da cabeça curtos em tigre.

10) Epiderme produzindo placas no rinoceronte de Java e pele muito grossa mas sem placas no rinoceronte africano.

1.4. 1) Dentes incisivos em roedores e em carnívoros.

2) Estrutura óssea das nadadeiras peitorais em peixes ósseos e estrutura dos membros anteriores em tetrápodes.

3) Metanefrídeos de poliquetos e glândulas coxais em tardígrados.

4) Área cortical do cérebro humano e área cortical no cérebro dos lêmures.

5) Folhas alongadas com vasos paralelos em Iridaceae e folhas com uma nervura central e um sistema de nervuras ramificadas lateralmente a partir dela em Fabaceae (Leguminosae).

6) Presença de muitas veias transversais e longitudinais nas asas de Myrmeleontidae e poucas veias transversais e longitudinais em Muscidae.

7) Asas anteriores membranosas em Ephemeroptera e élitros em Coleoptera.

8) Sistema muscular e ósseo apto a alcançar grandes velocidades em Felidae e sistema muscular e ósseo que permite velocidades muito pequenas em jabutis.

9) Gameta masculino em forma de pólen em Angiospermas e gameta masculino em forma de espermatozóide em algas verdes.

10) Sistema nervoso em rede em Cnidaria e sistema nervoso com concentração cefálica em Bilateria.

1.5. (veja Glossário).

2.1. 1) Asas de desenvolvidas (por exemplo, em moscas) e asas reduzidas (por exemplo, em Hippoboscidae).

2) Desenvolvimento hemimetabólico (em gafanhotos e baratas) e desenvolvimento holometabólico (em besouros e borboletas).

3) Bexiga natatória com função de equilíbrio e flutuação e bexiga natatória com função pulmonar.

4) Folhas verdes próximas às flores (em iridáceas) e folhas avermelhadas próximo às inflorescências - brácteas (em bromeliáceas).

5) Pescoço relativamente curto (em eqüinos e bovinos) e pescoço muito longo (em girafas).

6) Celoma desenvolvido (em anelídeos) e celoma fundido com o sistema circulatório (em artrópodes).

7) Antena longa (em grilos) e antena curta (em gafanhotos).

8) Ninhos pouco elaborados construídos no chão (feitos por emas) e ninhos tecidos com fibras vegetais (feitos por beija-flores).

9) Fisiologia osmótica própria para ambientes salinos (em sardinhas) e fisiologia apropriada para ambientes dulcícolas (em caracídeos).

10) Ciclo de vida livre (em planárias) e ciclo de vida parasitário (em tênias).

2.2. 1) Postura semiereca (em *Pan*) e postura bípede (em *Homo sapiens*). Os Anthropoidea formam um grupo monofilético; outros primatas e outros mamíferos têm a postura quadrúpede; partindo da posição quadrúpede, é mais econômico admitir que a posição semi-ereta é uma condição intermediária.

2) Jovens muito semelhantes aos adultos (em Isoptera) e jovens muito diferentes dos adultos em *Musca*. O grupo Pterygota é monofilético; nos colêmbolos, miriápodes, malacóstracos e aracnídeos, os jovens são muito semelhantes aos adultos.

3) Ausência de uma concha calcária (em anelídeos e equinodermos) e a presença de uma concha calcária cobrindo o corpo (em todos os moluscos exceto os Aplacophora). Os celomados devem formar um grupo monofilético; fora de Coelomata, nenhum grupo apresenta concha calcária.

4) Socialidade incipiente (em Sphaecidae) e socialidade muito desenvolvida (em Apidae). Os Hymenoptera são considerados um grupo monofilético; fora de Hymenoptera são muito raros (além de distantes e distintos) os casos conhecidos de socialidade, de maneira que é mais econômico admitir um incremento gradual da socialidade.

5) A habilidade de produzir uma base calcária em alguns Anthozoa é apomórfica em relação à ausência de base calcária, uma vez que em outros cnidários e em grupos externos a Cnidaria essa habilidade não existe.

6) Capacidade de parar em pleno ar de alguns Syrphidae (Diptera), dentre os Brachycera, dado o desenvolvimento da capacidade de vôo. Em outros Diptera que não são Brachycera, a capacidade de vôo é relativamente pouco desenvolvida, o mesmo acontecendo com a maior parte dos grupos de Pterygota.

7) A produção de ninho com gravetos em Aves é apomórfico em relação à ovoposição diretamente no solo, uma vez que em reptiliformes externos às aves essa grau de elaboração nos cuidados com a prole não existe, com exceção de desenvolvimentos obviamente não homólogo em mamíferos.

8) Presença de substâncias químicas "atrativas" no órgão reprodutor de plantas em Angiospermas, ausente em alguns grupos de plantas com flor e evidentemente também ausente em outros grupos de planta sem flor.

9) Uso de "cavernas" (com sua substituição por casas) nos antropóides, apomórfico em relação ao uso de espaços abertos para dormir em outros primatas. Há aparecimento homoplástico desse caráter em outros grupos.

10) Transformação, em Hymenoptera, de parte do ovopositor em ferrão. Alguns grupos de himenópteros não têm ferrão (embora também haja casos de perda secundária), o que também acontece em outros grupos de Insecta.

2.3. 1) Muitas nervuras transversais na asa de Tipulidae, poucas nervuras transversais na asa de Anisopodidae e nervuras transversais virtualmente ausentes em alguns Cecidomyiidae (Diptera).

2) Número grande de metâmeros isomórficos no corpo (acima de 50) no plano básico de Articulata, como se vê em alguns poliquetos, número intermediário de metâmeros no corpo (cerca de 30) em muitos Myriapoda e número limitado de metâmeros em Insecta (19).

3) Presas sem sulco inoculador de veneno (cobras

"não venenosas"), presas com sulco inoculador de veneno (algumas Colubridae), presas com um canal interno inoculador de veneno (*Crotalus*).

4) Brânquias foliáceas expostas como órgão respiratório em Xiphosura, brânquias foliares embutidas como órgão respiratório no Plésion Eurypterida e pulmões foliáceos como órgão respiratório nos Arachnida.

5) Braços longos em lírios-do-mar, braços curtos em estrelas-do-mar e braços ausentes em ouriços-do-mar e holotúrias.

6) Cinco artículos no palpo maxilar em Tipulidae, quatro artículos no palpo maxilar em Synneuridae e um único artículo no palpo maxilar em Scatopsidae (Diptera).

7) Cinco dedos desenvolvidos nos membros anteriores (marsupiais), quatro dedos desenvolvidos nos membros anteriores (suínos e tapirídeos), três dedos desenvolvidos nos membros anteriores (rinoceronte), dois dedos desenvolvidos nos membros anteriores (camelo), um dedo desenvolvidos nos membros anteriores (cavalo) (veja, por exemplo, Romer & Parsons, 1977, Fig. 155).

8) Testículo sem abertura própria em ciclostomados, testículo com muitas aberturas através do rim em esturjões, testículo com poucas aberturas através do rim em alguns teleósteos, testículo com ducto espermático independente único (não homólogo ao ducto deferente dos amniotos) em outros teleósteos (veja, por exemplo, Romer & Parsons, 1977, Fig. 297).

9) Toda a série de transformação do tagma abdominal de Malacostraca, desde sua condição inicial linear e com pléons pouco diferenciados, até a condição encontrada em Portunidae, por exemplo, em que o abdômen e flexionado por sob um cefalotórax, com poucos apêndices metaméricos muito diferenciados.

10) O incremento no grau de socialidade em grupos de Hymenoptera, passando por ninhos com poucos indivíduos e escassa diferenciação em castas, até ninhos extremamente elaborados, com forte caracterização morfológica das castas e mecanismos complexos de interação comportamental entre as castas. Vários graus intermediários de socialidade ocorrem em Hymenoptera, sendo que nos grupos externos próximos, como Mecoptera, Diptera, Trichoptera, Lepidoptera e Coleoptera, a socialidade está ausente.

2.4. (veja Glossário).

3.1. 1) Coração linear (plesiomórfico) / coração com câmaras desalinhadas, de maneira a manter separado o sangue arterial, vindo do pulmão (ou bexiga natatória, com função respiratória presente), e o sangue venoso (vindo das demais regiões do corpo) (apomórfico). A condição apomórfica é encontrada nos Dipnoi+Choanata. A condição plesiomórfica é compartilhada pelos demais vertebrados. É evidente que a condição plesiomórfica referida só pode ser vista nos grupos que têm sistema circulatório (que incluem, além dos vertebrados, os demais cordados, equinodermos e demais celomados). No entanto, estritamente, a plesiomorfia (ausência da modificação referida) é compartilhada por todos os organismos que não têm a condição apomórfica, incluindo poríferos, plantas, fungos, protozoários etc.

2) Coxopodito dos apêndices metaméricos do segundo metâmero sem reforço interno / coxopodito desenvolvido, formando uma gnatobase (mandíbula). A condição apomórfica é restrita aos Gnathomorpha (Trilobitomorpha, "Crustacea", "Myriapoda" e Insecta).

3) Cavidade gástrica com uma única abertura / tubo digestivo completo, com uma abertura anterior e uma abertura posterior. A condição apomórfica é compartilhada pelos Coelomata; a condição plesiomórfica é encontrada em Platyhelminthes, Cnidaria, Porifera e demais organismos.

4) Presença de lobos carnosos metaméricos – parapódios– com função locomotora / presença de pernas articuladas, com placas cilíndricas recobrindo os lobos metaméricos. A condição apomórfica é encontrada apenas em Tardigrada e Arthropoda; a condição plesiomórfica descrita é encontrada em Onychophora e "Annelida", compartilhada também pelos demais organismos.

5) Undulipódio ausente / undulipódio presente. A condição apomórfica é conhecida de todos os Eucarya, plesiomórfica para os "Procaryota". Não importa se o undulipódio corresponda, como nas teorias mais recentes a uma associação simbiótica bacteriana: a reticulação da evolução nesse nível, fazendo com que uma célula maior conviva simbioticamente com outras células –mitocôndrias, cloroplastos e flagelos– é um evento evolutivo compartilhado por todos os descendentes da espécie ancestral de Eucarya. A perda dos undulipódios de todo o corpo exceto no espermatozóide é uma condição secundária dos artrópodes, entre outros grupos.

6) Fruto cilíndrico / fruto alongado, com as sementes dispostas seqüencialmente. A condição apomórfica é observada nas plantas leguminosas. A condição plesiomórfica é encontrada em todas os demais grupos de angiospermas e nas demais plantas etc.

7) Asas estendidas lateralmente / asas dobrando-se sobre o abdômen. A condição apomórfica é encontrada nos Neoptera (Orthopteromorpha, Hemiptera, Homoptera, Holometabola); a condição plesiomórfica imediata é conhecida de Odonata e Ephemeroptera. Outros grupos de insetos não têm asas, embora também não compartilhem a condição apomórfica. Há grupos de Odonata que, homoplasticamente, atingiram uma condição semelhante à apomórfica.

8) Placas calcáreas dérmicas bem desenvolvidas, articuladas / reduzidas. A condição apomórfica é exclusiva dos Holothuria, sendo que a forma plesiomórfica é conhecida dos demais Echinodermata.

9) Concha externa / concha interna. Nos Mollusca, a concha só é interna nos Cephalopoda; nos demais grupos, é externa, recobrindo dorsalmente o corpo do animal. Há outras alterações independentes dessa série de transformação, como a subdivisão da concha em Polyplacophora e sua perda secundária em nudibrânquios.

10) Condição autotrófica / condição heterotrófica. A discussão sobre a evolução das condições autotrófica e heterotrófica é bastante difícil, pois muitas dúvidas sobre homologia não estão respondidas. De modo geral, a condição heterotrófica é considerada homóloga entre os membros de

Metazoa. Aparentemente, a condição autotrófica das plantas é homóloga à condição autotrófica de alguns protozoários fotossintetizantes (como em *Euglena*). A capacidade fotossintetizante também está presente em grupos como os Volvocales, o que poderia indicar que a disponibilidade de clorofila para fotossíntese estava presente no ancestral de Eucarya, tendo sido perdida várias vezes, entre elas nos Metazoa, Fungi e uma ou mais vezes em ancestrais de grupos protozoários atualmente colocados nos filos Acrasiomycota, Ciliophora, Foraminifera, Myxomycota, Oomycota, Rhizopoda, Sporozoa e Zoomastigina (ver, por exemplo, Raven & Johnson, 1989). Isto levanta a questão da homologia entre a clorofila presente nos grupos de Eucarya. De fato, algumas bactérias, como *Prochloron* (Chloroxybacteria) têm clorofila *a* e *b*, estruturalmente idêntica à clorofila encontrada em eucariotos; as Cyanobacteria também têm clorofila *a*. Assim, ao menos dentro de Eucarya, a condição autotrófica seria uma plesiomorfia, compartilhada por certos grupos de bactérias, em relação à condição heterotrófica. Uma última discussão diz respeito à evolução da condição autotrófica e heterotrófica em bactérias. Há procariotos autotróficos fotossintetizantes, autotróficos quimiossintetizantes e heterotróficos (decompositores ou patógenos). Existem reconstruções propostas para a evolução dos "Monera" (um grupo obviamente merofilético) que indicam que o grupo-irmão de todos os demais seres vivos seriam bactérias quimiossintetizantes, a partir da qual a condição fotossintetizante surgiu. A condição heterotrófica em bactérias, assim, seria apomórfica, bem como a condição de todos os vírus.

3.2. 1) Clitelo ausente (plesiomórfico) / clitelo presente (apomórfico). A presença de clitelo é sinapomórfica para os Clitellata, que incluem os "Oligochaeta" e os Hirudinea.

2) Presença de cerdas nas asas / cerdas aplanadas e alargadas, formando "escamas". Essa é uma sinapomorfia de Lepidoptera, reunindo borboletas e mariposas.

3) Asas anteriores membranosas e desenvolvidas / asas anteriores rígidas, formando um élitro. Este é um caráter sinapomórfico de Coleoptera.

4) Cauda plenamente desenvolvida, composta de inúmeras vértebras / cauda reduzida. Sinapomorfia de Anura (sapos e rãs), ainda que com redução homoplástica várias outras vezes dentro de Choanata.

5) Dentes presentes / dentes ausentes. Sinapomorfia das Aves recentes.

6) Peças bucais lambedoras-sugadoras / peças bucais de fêmea transformadas, formando uma estrutura alongada capaz de perfurar e sugar (peças bucais picadoras-sugadoras). Sinapomorfia de Culicidae, os pernilongos. Machos e fêmeas apresentam o aparelho bucal transformado, mas apenas as fêmeas são hematófagas (os machos são fitófagos).

7) Ausência de espículas internas / presença de espículas internas. Sinapomorfia de Porifera. Aparentemente, a condição mais plesiomórfica das espículas nas esponjas é aquela de espículas calcáreas. As espículas de sílica e espongina são quase certamente condições sucessivamente apomórficas, derivada da condição inicial.

8) Concha ligeiramente côncava em Gastropoda e Monoplacophora / concha formando um tubo. Essa modificação é sinapomórfica para os Scaphopoda.

9) Extremidades anterior e posterior do corpo simples / presença de uma ventosa posterior. Sinapomorfia de Hirudinea.

10) Corpo alongado / alguns ossos aplanados fundidos com placas ósseas para formar uma carapaça dorsal e um plastrão. Sinapomorfia de Chelonia.

3.3. 1) Bilateralidade em cordados; sinapomorfia de Bilateria.

2) Presença de viviparidade em primatas; sinapomorfia de Theria. A presença de uma placenta é sinapomórfica para todos os Mammalia recentes exceto os Monotremata (ornitorrincos). Contudo, seu aparecimento permite uma separação em ao menos duas condições sucessivamente apomórficas: há uma "onfaloplacenta", mais simples, nos Marsupialia, e uma placenta "alantóica" nos Eutheria.

3) Presença de flores em Liliaceae; sinapomorfia de Angiospermas.

4) Presença de homeotermia em Cetacea; sinapomorfia de Mammalia.

5) Presença de esternos abdominais em Holometabola; sinapomorfia de Insecta (resultado da fusão dos coxopoditos dos apêndices metaméricos abdominais).

6) Presença de clorofila *a* em Rubiaceae; sinapomorfia de todos os Eucarya e parte dos grupos incluídos em "Monera" (conforme discussão acima).

7) Simetria radial em Asteroidea; sinapomorfia dos Echinodermata recentes (a simetria radial nos equinodermos recentes é uma condição secundária, derivada a partir da simetria bilateral; em certos grupos fósseis que apresentam placas calcáreas a simetria bilateral ainda é observada, ainda que já com alguma modificação).

8) Ocorrência de meiose em fungos; a meiose é um mecanismo genético sinapomórfico para os Eucarya.

9) Presença de hifas em Ascomycota; a formação de hifas parece ser uma sinapomorfia de Fungi.

10) Presença de metanefrídeos em moluscos adultos; a presença de metanefrídeos é sinapomórfica para os Coelomata.

3.4. 1) Glicólise. Aparentemente, todos os organismos recentes metabolizam glicose. Ainda assim, poderia ser levantada a dúvida se há algum tipo de bactéria recente que não dispõe desse tipo de metabolismo. A ausência desse metabolismo nos vírus é interpretada como uma perda secundária.

2) Presença de hemoglobina. Todos os vertebrados apresentam hemoglobina. Todos os Euosteichthyes, particularmente, apresentam hemoglobina de dois tipos básicos, α e β. Nos peixes ósseos, essas proteínas são codificadas por locos próximos de um mesmo cromossomo. Nos Tetrapoda, esses locos estão afastados no cromossomo por algum evento de transposição. No ancestral de Amniota, houve uma duplicação tanto do loco produtor da hemoglobina α, quanto da hemoglobina β, resultando em hemoglobinas denominas α_1, α_2, β_1 e β_2 (inferência feita a partir da

presença dessas proteínas em mamíferos e aves, extensível, conseqüentemente, a todos os amniotos, ainda que essas condições não tenham sido verificadas em quelônios, lagartos, cobras e crocodilianos). Entre os Mammalia, é possível encontrar várias formas de hemoglobina, denominadas α_1, α_2, ζ_1, ζ_2 (da "família α"), γ, ε, e β_2 (da "família β"). As hemoglobinas humanas são mais complexas, havendo as formas α_1, α_2, $\psi\zeta_1$, $\psi\alpha_1$ e ζ_2 (da "família α") e Gγ, Aγ, ε, $\psi\beta_1$, δ e β (da "família β"). Dessas, três são formas "silentes" (ψ), duas embriônicas (ζ e ε) ou fetais (γ) e apenas quatro são funcionais em adultos (α_1, α_2, β, δ) (veja Raven & Johnson, 1989:342). Praticamente nenhuma dessas condições parece ter seu nível de generalidade precisamente determinado, havendo questões para os diversos níveis de surgimento de caracteres: (1) os Chondrichthyes tem hemoglobina α e β?; (2) os Dipnoi apresentam os locos codificadores dessas formas já transpostos?; (3) todos os mamíferos apresentam a ampliação de quatro para sete formas de hemoglobina? (4) as formas que existem no homem e que não citadas para os mamíferos de forma geral ($\psi\zeta_1$, $\psi\alpha_1$, Gγ, Aγ, ε, $\psi\beta_1$ e δ) são exclusivas do homem? Há outros pontos ainda anteriores: a existência de hemoglobina, propriamente dita, é sinapomórfico para que nível? A hemoglobina encontrada em Oligochaeta é homóloga à hemoglobina dos vertebrados (i.é, o ancestral de Coelomata tinha hemoglobina)? A hemocianina (que contém uma molécula de cobre) encontrada em vários grupos de metazoários é homóloga à hemoglobina (que contém uma molécula de ferro) encontrada nos vertebrados? Se essas proteínas forem homólogas, qual é a forma plesiomórfica a partir da qual a outra surgiu? Existe alguma relação de homologia entre a proteína responsável pelo transporte de oxigênio em metazoários, que contém quatro polipeptídeos ligados a uma molécula de metal e a clorofila, em que existe uma molécula central de magnésio ligada um anel protéico?

3) A ausência de espermatozóides móveis é sinapomorfia de {Gnetophyta, Coniferophyta, Anthophyta} ou surgiu mais de uma vez nesse grupo?

4) A condição composta da folha em angiospermas é plesiomórfica (e homólogas às folhas com lâmina pectinada de samambaias e cicas, por exemplo) em relação à condição de folhas inteiriças ou é apomórfica, derivada pela subdivisão de folhas inteiriças, em um caso de reversão?

5) Que série de transformação resulta nas várias condições de inserção de folhas em caule (alternada espiral, oposta etc.)?

6) A vida livre em Cnidaria é plesiomórfica ou apomórfica em relação à condição de indivíduos sésseis? (uma pergunta semelhante seria: a condição séssil em Porifera é homóloga à condição séssil em Cnidaria?)

7) A larva trocófora de anelídeos e moluscos é homóloga às larvas de Echinodermata (doliolária, bipinária etc.)? (de outro modo, é possível atribuir ao ancestral de Coelomata uma larva semelhante à trocófora?)

8) Qual é a generalidade da quitina encontrada em cerdas de "Annelida" e em placas metaméricas de Arthropoda?

9) Os mecanismos de transmissão elétrica na parede celular de Ciliophora, por exemplo, são homólogos aos mecanismos de transmissão elétrica encontrados em Eumetazoa (Metazoa exceto Porifera)? Qual é a generalidade, dentro de Vertebrata, da distribuição da bainha de mielina?

10) Todos as substâncias denominadas hormônios são homólogas (da mesma maneira que os diversos tipos de hemoglobina são evolutivamente homólogos, ainda que diferentes entre si)?

3.5. (veja Glossário).

4.1. 1) Eucarya. Sinapomorfias: Meiose; presença de mitocôndrias, cloroplastos, undulipódios.

2) Metazoa: Multicelularidade; diferenciação entre células com função somática e células com função gamética.

3) Bilateria: Bilateralidade; concentração nervosa anterior.

4) Coelomata: Presença de celoma; metanefrídeos.

5) Articulata: Formação de metâmeros, com repetição de um par de bolsas celomáticas, um par de metanefrídeos, um par de gônadas, um par de gânglios nervosos com ramos laterais, uma dilatação do vaso circulatório pulsátil dorsal (coração) com um par de ostíolos e um par de apêndices carnosos laterais birremes.

6) Arthropoda: Placas de proteína tanificada dispostas dorsalmente em cada metâmero (noto) e como cilindros em cada apêndice metamérico.

7) Cheliceromorpha: Apêndices do primeiro metâmero, originalmente com função locomotora, transformados em quelíceras, com três artículos, sendo que o segundo projeta-se distalmente, formando uma pinça com o terceiro.

8) Gnathomorpha: Apêndices do primeiro metâmero, originalmente com função locomotora, transformados em antenas (com função sensorial) e coxopodito (primeiro artículo) do segundo metâmero transformado em mandíbula.

9) Insecta: Apêndices dos segmentos oito a treze com telepodito reduzido a estilos e cada par de coxopoditos aplanados e fundidos medianamente, resultando em um tagma abdominal.

10) Pterygota: Expansões laterais com função branquial dos metâmeros dois e três do tórax presentes no adulto com função de vôo.

11) Holometabola: Alguns dos estádios imaturos estruturalmente diferentes do adulto (larva), com um estádio intermediário em que o sistema muscular e exoesquelético é "reestruturado" (pupa).

12) Coleoptera: Par anterior de asas transformado em élitros.

13) Diptera: Par posterior de asas transformado em halteres.

14) Strepsiptera: Par anterior de asas transformado em estruturas semelhantes a halteres.

15) Formicidae: Constricção entre o primeiro e o segundo metâmeros abdominais, adicionando-se a outra constricção na base do abdômen, sinapomórfica para um grande grupo de Hymenoptera.

16) Vertebrata: Presença de vértebra, crânio e rins.

17) Choanata: Quatro membros desenvolvidos que se apoiam no solo para apoio do corpo.

18) Mammalia: Presença de pêlos; presença de glândulas mamárias.

19) Aves (mais precisamente Neornithes): Presença de penas; presença de bico córneo; esterno torácico com quilha; ausência de dentes.

20) Virus: Perda da capacidade de auto-reprodução. A evolução dos vírus é ainda muito controvertida. Muitos autores não os incluem entre os "organismos" ou entre os seres "vivos", dada sua perda da capacidade de auto-reprodução. No entanto, isso é uma consideração baseada em uma definição "fisiológica" da vida e não de caráter histórico evolutivo. Eles são referidos também como "fragmentos de genoma bacteriano e eucarioto", o que pode provocar equívocos de interpretação. O fato de uma fração de genoma *incluído* no DNA de uma célula resultar em um vírus não significa que ele tenha-se originado daquele grupo. Na verdade, a relação de homologia de um trecho de ácido nucléico que sintetize um vírus é homólogo a trechos que sintetizam outros vírus em outros grupos, não a outros trechos de ácido nucléico que sintetizam outras proteínas no grupo que hospeda o vírus. Há vírus com diferentes estruturas, tamanhos, composição protéica e ácido nucléico fundamental - variação é típica da evolução de qualquer grupo. Uma dúvida óbvia é sobre a condição monofilética ou merofilética do táxon Virus. Ao menos dois grandes grupos internos podem ser construídos (independente de serem ou não monofiléticos): Os vírus de DNA e os vírus de RNA. Considerando a complexidade dos mecanismos envolvidos na invasão de hospedeiros e determinação de comandos para sua multiplicação, é razoável supor que o conjunto dos vírus componham um grupo monofilético. Dadas as características de tamanho, diversidade de material protéico e mecanismos de reprodução, o ancestral de todos os vírus deveria - assumindo a hipótese de origem única - ser de DNA. A evolução do grupo envolve simplificação, em termos de diminuição da diversidade de proteínas em sua composição, diminuição de tamanho, mudança de forma e de mecanismos de inoculação e reprodução. O formato icosaédrico (um poliedro de 20 faces) é uma sinapomorfia óbvia para um subgrupo que inclui vírus de DNA e de RNA. A presença de RNA como ácido nucléico também é possivelmente uma sinapomorfia. A origem de vírus a partir de um tipo particular de bactéria é bastante óbvia. Os vírus mais basais, na evolução do grupo, são bacteriófagos. Isto indicaria que os vírus se originaram muito cedo na evolução biológica. Logo, a própria evolução biológica deve ser uma história de co-evolução de vírus e dos vários grupos de bactérias e eucariotos.

4.2. 1) O grupo formado pelo conjunto das Pteridophyta (pteridófitas), Coniferophyta (coníferas), Cycadophyta, Ginkgophyta, Gnetophyta e Anthophyta (angiospermas) também referido informalmente como "plantas vasculares" ou, mais recentemente, Trachaeophyta.

2) O grupo formado pelos vírus de RNA.

3) O grupo formado pelos Metazoa + Choanoflagellata.

4.3. 1) "Monera". Há subgrupos de "Monera" que são filogeneticamente mais próximos a Eucarya que a outros grupos de bactérias.

2) "Protista". Há subgrupos de Protista que são filogeneticamente mais próximos a ao grupo monofilético que inclui todos os grupos com parede celular com celulose que a outros subgrupos de Protista.

3) "Algae", da classificação tradicional. Há subgrupos de algas filogeneticamente mais próximos às briófitas e plantas vasculares que a outros grupos de algas.

4) "Bryophyta". Há subgrupos de briófitas filogeneticamente mais próximos das plantas vasculares que a outras briófitas.

5) "Pteridophyta". Há subgrupos de pteridófitas filogeneticamente mais próximos a Trachaeophyta (gimnospermas+angiospermas) que a outros grupos de pteridófitas.

6) "Protostomia". Nesse grupo, o blastóporo dá origem tanto à boca quanto ao ânus, o que corresponde a um plesiomorfia. Ha subgrupos de protostômios filogeneticamente mais próximos a Deuterostomia que a outros grupos de "Protostomia", ainda que parte da literatura especializada indique que Protostomia seja monofilético.

7) "Apterygota". Esse grupo de insetos é caracterizado pela ausência de asas. Há subgrupos de apterigotos filogeneticamente mais próximos a Pterygota que a outros apterigotos.

8) "Pisces". Os "peixes" pulmonados são filogeneticamente mais próximos dos Choanata que dos demais peixes. Os peixes ósseos são filogeneticamente mais próximos a {Dipnoi, Choanata} que dos condríctios e agnados. Os condríctios são filogeneticamente mais próximos de Euosteichthyes (que incluem os Choanata) de Cyclostomata.

9) "Reptilia". Os Crocodilia são filogeneticamente mais próximos de Aves que de Lacertilia ou Serpentes.

10) "*Australopithecus*". Há espécies de *Australopithecus* filogeneticamente mais próximas de *Homo* que de outras espécies no mesmo gênero.

4.4. 1) O grupo dos indivíduos com capacidade fotossintetizante. Esse grupo incluiria bactérias, protozoários, volvocales, algas e plantas. Estariam excluídos os fungos, metazoários, muitos protozoários, vírus e muitas bactérias. O conjunto dos elementos do grupo, reunidos com base em uma plesiomorfia, não forma uma unidade monofilética.

2) O grupo dos metazoários sem notocorda. Incluiria todos os metazoários exceto os Chordata, reunidos por uma plesiomorfia.

3) O grupo dos organismos metaméricos sem esclerotização da quitina em placas. Incluiria Annelida, Onychophora, Tardigrada e Pentastomida. Nenhum elemento do grupo apresenta as apomorfias compartilhas pelos Arthropoda.

4) O grupo dos Choanata sem homeotermia. Incluiria os Dipnoi, "Amphibia" e "Reptilia", reunidos por uma simplesiomorfia.

5) O conjunto de insetos alados com apenas um par de asas funcionais, uma homoplasia. Reuniria, basicamente, dípteros, estrepsípteros, coleópteros e alguns efemerópteros.

4.5. (veja Glossário).

5.1. 1) Condição aquática de sirênios e cetáceos. A presença de glândulas mamárias torna inequívoca a posição desses dois grupos entre os mamíferos, que certamente são terrestres em seu plano básico.

2) Simetria radial em Echinodermata. A presença de celoma no desenvolvimento embriológico dos equinodermos torna inegável sua posição entre os Coelomata, que são bilaterais em seu plano básico.

3) Ausência de membros anteriores em Serpentes. A presença de âmnion no desenvolvimento embriológico de cobras é uma indicação segura de que elas são Amniota, que têm os membros anteriores e posteriores desenvolvidos. Algumas serpentes, como os Boidae, apresentam os membros posteriores claramente presentes, ainda que reduzidos.

4) Condição aquática em *Nymphaea*. As características de morfologia das flores e sistema de reprodução mostram que, obviamente, as *Nymphaea* fazem parte das angiospermas, que são terrestres em seu plano básico.

5) Ausência de concha em nudibrânquios (gastrópodes). A morfologia geral (distribuição da musculatura, morfologia do aparelho digestivo, morfologia do aparelho reprodutor, presença de rádula etc.) mostra claramente que os nudibrânquios formam um grupo monofilético com os demais moluscos, que em seu plano básico incluem concha.

5.2. 1) Condição dióica em Cycadacea. Dentre as plantas vasculares, a condição monóica é predominante e deve ser a condição plesiomórfica a partir da qual a condição dióica surgiu. A condição dióica surgiu também inúmeras vezes dentro de Anthophyta (=Angiospermas), bem como inúmeras vezes dentre os Metazoa.

2) Ausência de asa em Siphonaptera (pulgas) e ausência de asa em piolhos (Mallophaga e Anoplura). As pulgas têm larvas em seu desenvolvimento, ausente nos piolhos. A presença de larvas é uma sinapomorfia dos Holometabola, ao qual os Siphonaptera, mas não os Mallophaga e Anoplura, fazem parte. A presença dessa apomorfia nesses dois grupos precisa ser compreendida como homoplástica.

3) Redução das asas posteriores em Ephemeroptera e redução das asas posteriores em Diptera. As caracteres de desenvolvimento (presença de larvas), de morfologia de asas, tórax etc. colocam claramente Diptera entre os Holometabola, que fazem parte dos Neoptera. Os Ephemeroptera não são incluídos entre os Neoptera, de maneira que a redução das asas posteriores nesses dois grupos não é homóloga.

4) Ausência de apêndices metaméricos no tagma posterior do corpo em Scorpionidae e em Insecta. A presença de quelíceras (como modificações dos apêndices do primeiro metâmero), a presença de pulmões foliares e a ausência de antena coloca, evidentemente, os escorpiões em um grupo monofilético com aranhas, opiliões, ácaros e outros grupos. Os Insecta apresentam mandíbula (apêndices do segundo metâmero), maxila (modificação do terceiro metâmero), lábio (modificação do quarto metâmero) e presença de traquéias, caracteres apomórficos compartilhados com os "Myriapoda". A ausência de apêndices metaméricos evidentes no tagma posterior desses dois grupos não pode ser compreendida como homóloga.

5) Socialidade em Isoptera e Hymenoptera. A morfologia de cada grupo e a presença de larva no desenvolvimento dos himenópteros certamente coloca-os em táxons monofiléticos independentes. A socialidade não é uma característica do plano básico de nenhum desses dois táxons maiores dos quais Isoptera e Hymenoptera fazem parte.

5.3. (veja Glossário).

6.1. Veja a Figura 13.1.

6.2. Veja a Figura 13.2.

6.3. m = 22
s = 28
g = 82
IC = 22/28 ≡ 0,786.
ir = 54/60 = 0,900.

7.1. O cladograma está na Figura 13.3.

7.2. Os seis cladogramas mais parcimoniosos estão na Figura 13.4. Eles corresponde a apenas três topologias, cada uma com duas interpretações diferentes para a evolução de caracteres. Os cladogramas das Figuras 13.4A-B têm 9 passos e os cladogramas das Figuras 13.4C-F têm 10 passos.

7.3. O cladograma mais parcimonioso está na Figura 13.5. Ele apresenta 22 passos, com um índice de consistência de 0,86.

8. Etapa 1. Lista de caracteres, com as condições plesiomórfica e apomórfica respectivamente antes e depois da barra diagonal. Nos casos em que há três condições para a mesma estrutura, são fornecidas as duas condições apomórficas após a condição plesiomórfica, sendo a primeira condição apomórfica denominada "a" e a segunda condição apomórfica denominada "b" (que são lançadas, respectivamente, na matriz polarizada como "1" e "2". São utilizados livremente nomes de morfologia de vários grupos

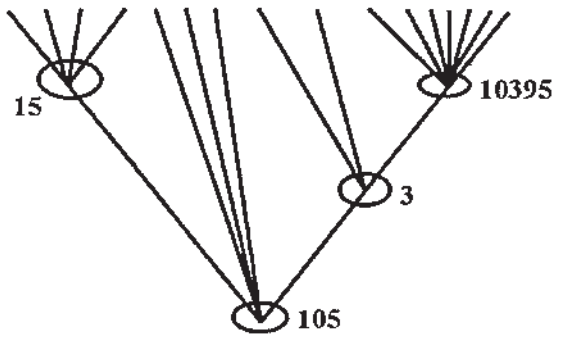


Figura 13.1. Resposta para o exercício 6.1. O número de cladogramas possíveis para cada politomia está indicado a seu lado. O número total de cladogramas é o produto das probabilidades de cada politomia.

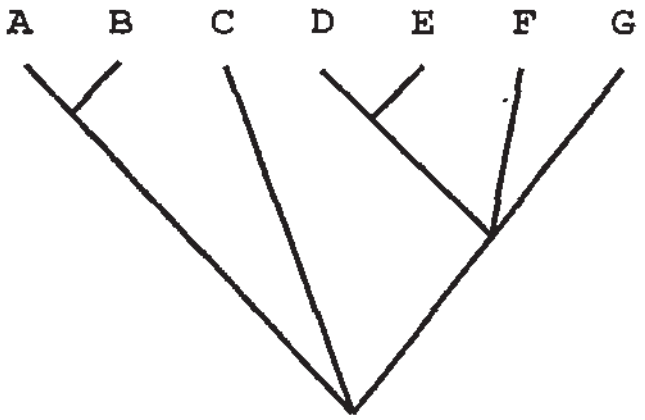


Figura 13.2. Resposta para o exercício 6.2.

para referências a modificações nesse grupo hipotético, ainda que não haja nenhuma relação de homologia. A Figura 13.6 mostra as cinco espécies com setas indicativas das estruturas em suas formas plesiomórfica e apomórfica e números que correspondem aos caracteres na lista abaixo.

1. "Ocelos" presentes / ausentes.
2. "Cerdas pós-ocelares" ausentes / presentes.
3. Ápice das cerdas ocelares simples / globular.
4. "Mandíbulas" com quatro pequenos dentes distais / com três grandes dentes, um deles voltado externamente.
5. "Vértex" sem pilosidade / pilosidade curta na região do vértex.
6. Região lateral externa aos "olhos compostos" isocrômica com o restante da cápsula cefálica / com uma faixa mais escura.
7. Região "occipital" sem cerdas / com um grupo de cerdas paralelas umas às outras e flexionadas em dois pontos.
8. "Gena" sem cerdas / gena com uma cerda longa.
9. Todos os artículos da "antena" isocrômicos, escuros / artículo distal branco, diferente dos artículos anteriores, escuros.
10. Região "cervical" sem padrão de colorido / com uma faixa escura longitudinal mediana.
11. Região "cervical" sem padrão de colorido, claro / inteiramente acinzentado.
12. Região "cervical" lateralmente isocrômica, escura / com uma área descolorida irregular.
13. Segundo "metâmero" do tronco apenas com pernas / segundo metâmero com um par de pernas e um par de "asas" translúcidas.
14. Pernas do terceiro metâmero do tronco com cinco artículos cilíndricos / três primeiros artículos fundidos e inflados, medianamente com uma conjunto de fissuras.
15. Pernas do primeiro metâmero do tronco com cinco artículos independentes / com os dois artículos terminais fundidos.
16. "Garras tarsais" das pernas do primeiro metâmero do tronco simples / bífidas.
17. Artículos das pernas do quarto metâmero do tronco cilíndricos / a. com uma pequena expansão posterior, ligeiramente mais longa nos artículos basais / b. com uma expansão posterior mais longa que o próprio artículo, ao menos nos três artículos basais.
18. Últimos artículos das pernas do tronco isocrômicos com os artículos basais, claros / últimos artículos mais escuros.
19. Segundo metâmero do "abdômen" sem apêndices articulados / com um par de apêndices com quatro artículos laterais.
20. Terceiro metâmero do "abdômen" sem apêndices articulados / com um par de apêndices semelhantes a "cercos".
21. Metâmeros do "tronco" e do abdômen sem padrão de coloração, claros / a. metâmeros do tronco e primeiro "metâmero" do "abdômen" com uma faixa acinzentada anterior relativamente estreita, mais escura dorsalmente / b. faixa acinzentada mais escura e mais larga.
22. Três primeiros metâmeros do "tronco" claros, sem padrão de coloração / metâmeros acinzentados.
23. Quarto metâmero do "tronco" e primeiro metâmero do "abdômen" claros / acinzentados.
24. Parte posterior do cérvix sem cerdas / um conjunto de cerdas dispostas hemicircularmente na margem posterior do cérvix.
25. Artículo distal das pernas do primeiro metâmero do tronco cilíndrico com garras terminais / último artículo aplanado, mais largo apicalmente e sem garras.
26. Quarto metâmero do "tronco" e primeiro metâmero do "abdômen" claros acinzentados, isocrômicos / com uma faixa clara estreita lateral.

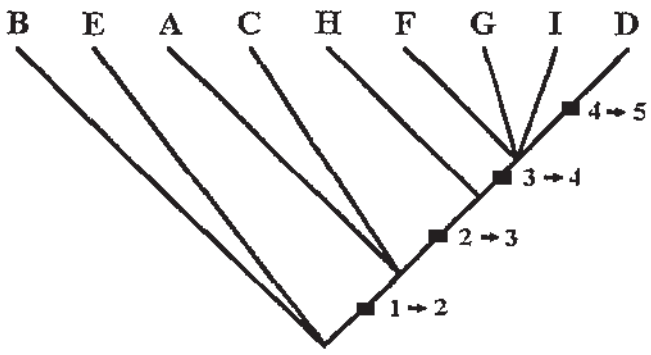


Figura 13.3. Resposta para o exercício 7.1, com a inclusão do nível de generalidade de surgimento dos cinco caracteres.

Etapa 2. A matriz polarizada dos caracteres está na Tabela 17.1.
Etapa 3. O cladograma correspondente à matriz da Tabela 17.1 está na Figura 13.7.
Etapa 4. Discussão dos resultados.

A maioria dos caracteres não apresenta conflitos entre si. Há um cladograma mais parcimonioso que os demais, com 30 passos evolutivos. Há dois outros cladogramas alternativos. Um deles reúne *Q. aquaticus* e *Q. fuscipes* em um pequeno grupo monofilético pelo caráter 9, o que resulta em uma hipótese de homoplasia para os caracteres 11 e 13, o que gera um cladograma com 31 passos evolutivos. O outro reúne *Q. mexicanus* e *Q. major* pelo caráter 1; neste caso, o cladograma resultante teria 36 passos. Os caracteres que apresentam problemas são discutidos abaixo.

1. Todos os grupos externos apresentam um par de ocelos medianos na fronte. Esses ocelos não estão presentes em *Q. mexicanus* e em *Q. major*. Há, no entanto, três sinapomorfias que reúnem *Q. mexicanus* a *Q. pseudomexicanus*, três sinapomorfias que reúne *Q. major* a *Q. aquaticus* e *Q. fuscipes* e duas sinapomorfias que reúnem *Q. major* a *Q.*

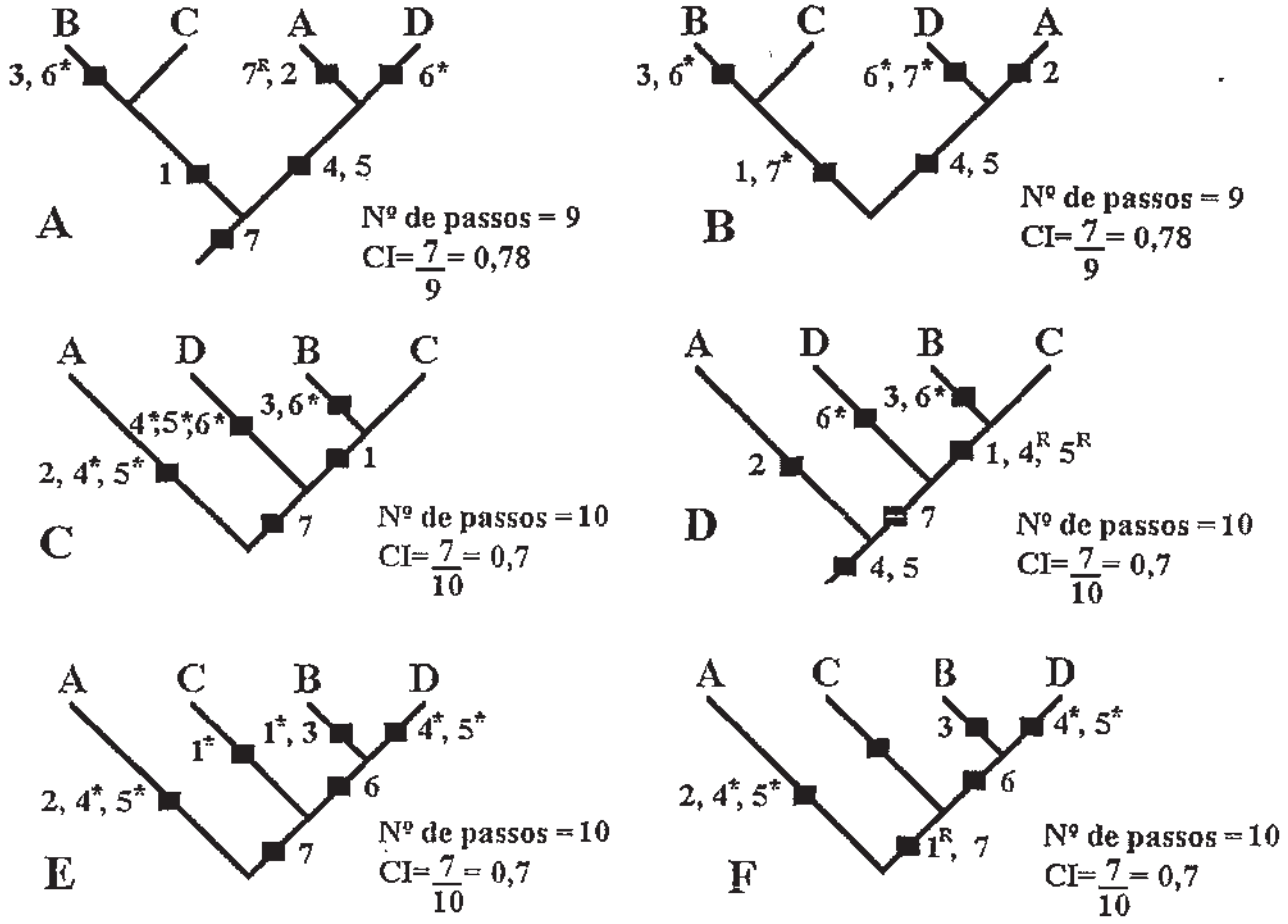


Figura 13.4. Resposta para o exercício 7.2. Seis cladogramas correspondendo a três topologias, cada um com interpretações alternativas sob os procedimentos DELTRAN e ACCTRAN.

fuscipes. A ausência de ocelos é a única característica apomórfica compartilhada entre *Q. mexicanus* e *Q. major*, o que sugere ser esta uma homoplasia.

2. Ainda que o ápice das cerdas pós-ocelares sejam infladas em *Q. pseudomexicanus*, a presença das cerdas é uma sinapomorfia óbvia que reúne *Q. mexicanus* a *Q. pseudomexicanus*.

4. Existe alguma semelhança entre o formato dos dentes internos de *Q. mexicanus* e de *Isocuilin americanus*. Contudo, esse formato não está presente em *Q. pseudomexicanus* e tampouco na outra espécie de *Isocuilin* ou de *Procuilin*, de maneira que essa é considerada como uma semelhança não homóloga entre *Isocuilin americanus* e *Q. mexicanus*.

9. A antena de *Procuilin timidus* tem um número menor de artículos que as demais espécies. Isso poderia levantar a dúvida de se o artículo distal perdido era branco ou não (na verdade, a condição é não comparável). Contudo, os outros dois grupos externos, que apresentam artículos terminais aparentemente homólogos (em *Isocuilin americanus* há um número adicional de artículos), não têm o último artículo branco.

13. As "asas" em *Q. fuscipes* e em *Q. major* são idênticas entre si e estão ausentes nas demais espécies de *Quetzalcuilin*. Nas duas espécies de *Isocuilin*, não há nenhuma estrutura semelhante. Em *Procuilin timidus*, há um par de abas laterais estruturalmente diferentes das asas vistas nas duas espécies de *Quetzalcuilin*, ainda que surgidas no mesmo metâmero. Essas duas estruturas poderiam ser consideradas homólogas, mas seria necessário admitir uma série de eventos de perda. Se *Procuilin timidus* for grupo-irmão de *Quetzalcuilin*, essas estruturas teriam sido perdidas em *Q. mexicanus*+ e em *Q. aquaticus*. Se *Isocuilin* for grupo-irmão de *Quetzalcuilin*, essa estrutura teria sido perdida, então, três vezes consecutivas. A polarização da transformação de uma das condições na outra, se homólogas, seria uma dificuldade

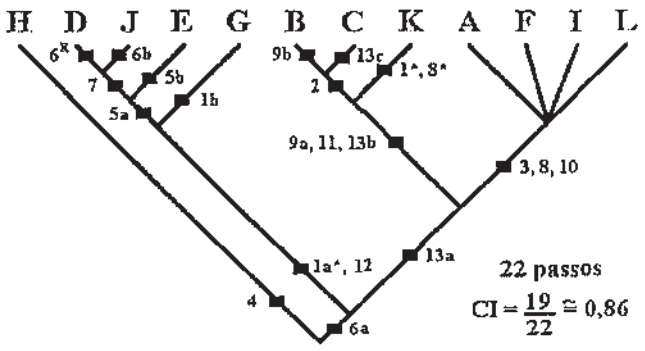


Figura 13.5. Resposta para o exercício 5.3.

Tabela 17.1. Matriz polarizada para os caracteres da análise do grupo hipotético Quetzalcuilinidae.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Q. mexicanus	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Q. pseudomexicanus	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0
Q. aquaticus	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Q. fuscipes	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
Q. major	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
P. timidus	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
I. humboldti	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
I. americanus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0

adicional com os dados em mãos, que só seria resolvida com a comparação com um grupo ainda mais externo (se esse grupo também tiver a mesma estrutura). A decisão tomada aqui é que as estruturas não são homólogas, apoiada em sua ausência nos ramos intermediários, implicando em perdas sucessivas e nas diferenças entre as duas estruturas. A descoberta de uma nova espécie irmã de *Q. mexicanus*$^{+}$ ou de *Q. aquaticus*$^{+}$ com asas translúcidas, com abas ou com uma condição intermediárias entre as duas formas seria uma evidência muito forte de que a conclusão aceita aqui está

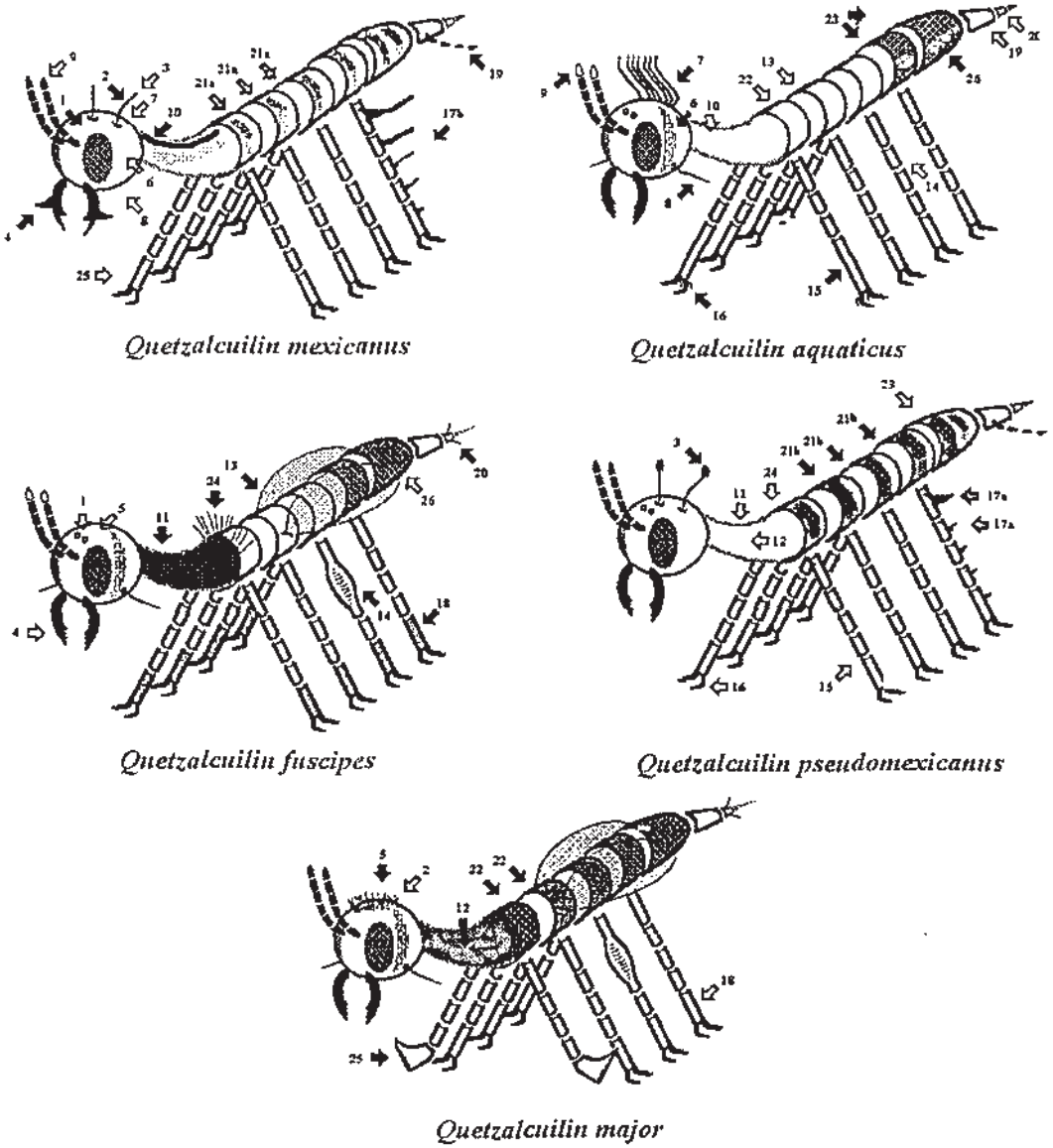


Figura 13.6. Indicação das condições plesiomórficas e apomórficas das estruturas grupo hipotético Quetzalcuilinidae, do exercício 6.

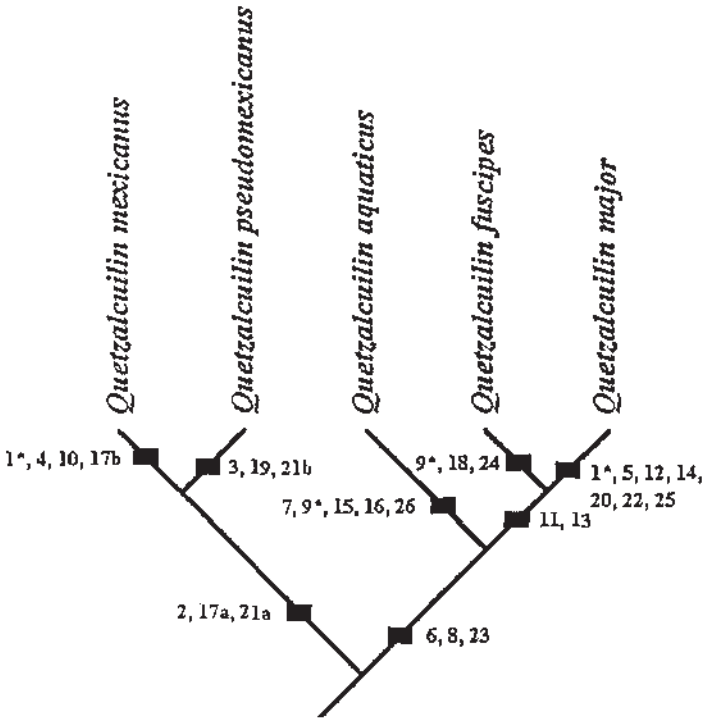


Figura 13.7. Cladograma para o exercício 8.

incorreta e que as duas estruturas são homólogas.

17. *Isocuilin americanus* apresenta expansões em cada artículo das pernas do metâmero posterior do tronco. Essas expansões são relativamente semelhantes às de *Q. mexicanus* e de *Q. pseudomexicanus*. Se as estruturas fossem consideradas homólogas, teríamos, do mesmo modo que no caráter 13, que admitir uma série de perdas. Se *Isocuilin* for grupo-irmão de *Quetzalcuilin*, haveria uma perda em *Isocuilin humboldti* e uma perda em *Q. aquaticus*$^{+}$, além do processo de transformação entre as duas condições. A decisão de que as estruturas não são homólogas (i.é, não estava na espécie ancestral comum mais recente entre os dois grupos) implica em admitir dois ganhos independentes, o que corresponde a uma hipótese com um passo a menos. Novamente, a descoberta de novas espécies de *Quetzalcuilin* que não sejam ligadas ao grupo *Q. mexicanus*$^{+}$ que apresentem esse tipo de estrutura implicaria na revisão da decisão assumida aqui.

18. A condição escura dos artículos das pernas de *Procuilin timidus* não parece ser homóloga à condição escuro dos artículos terminais verificada em *Q. fuscipes*: a coloração não é idêntica e nenhuma outra espécie de *Quetzalcuilin* ou de *Isocuilin* apresenta esse tipo de modificação.

19 e 20. Os três primeiros metâmeros abdominais apresentam apêndices ou projeções em diferentes espécies. A projeção no primeiro metâmero é vista é *Isocuilin humboldti*; no segundo em *Q. mexicanus*$^{+}$; e no terceiro em *Q. fuscipes*. O fato dessas projeções estarem em metâmeros diferentes já seria um indícios muito forte para não considerá-las homólogas entre si. As diferenças de forma entre elas corroboram essa conclusão.

21, 22, 23 e 25. A discussão da evolução da coloração é difícil. Comparando os vários padrões de cores nos vários metâmeros dentro de *Quetzalcuilin* e nos grupos externos mostra que a hipótese mais parcimoniosa parece ser a de que no plano básico de *Quetzalcuilin* todos os metâmeros fossem claros, sem padrão de colorido. Isso seria evidenciado pelos seguintes fatos: (1) o padrão de coloridos encontrado em *Q. mexicanus*$^{+}$ (que inclui todos os metâmeros do tronco e o primeiro abdominal) é completamente diferente do padrão de todas as espécies de *Q. aquaticus*$^{+}$ e dos grupos externos; (2) o padrão de *Q. aquaticus*$^{+}$, com dois metâmeros escuros posteriores não é encontrado em nenhuma espécie dos grupos externos, sendo que o padrão mais próximo, em *Isocuilin americanus*, envolve apenas um metâmero e com um tom de cinza diferente; (3) o padrão de cinza nos três primeiros metâmeros do corpo em *Q. major* não é encontrado em nenhum outro grupo; (4) os padrões encontrados nos grupos externos não são encontrados em nenhuma espécie de *Quetzalcuilin* (exceto a semelhança relativa em *Isocuilin americanus*). Partindo de uma condição sem colorido no plano básico de *Quetzalcuilin*, chega-se ao padrão de colorido nas várias espécies sem homoplasias. As faixas relativamente irregulares encontradas em *Q. mexicanus*$^{+}$ existem em dois níveis sucessivos (uma na base do grupo e outra em *Q. pseudomexicanus*, assim como a aquisição da coloração cinza em *Q. aquaticus*$^{+}$ (uma na base de todo o grupo e outra em *Q. major*). Em *Q. aquaticus*, surge adicionalmente uma mancha clara lateral nos metâmeros posteriores cinzentos.

8. A interpretação mais parcimoniosa de homologia primária para o conjunto dos táxons apresentados no exercício 7 está nas Figuras 13.8. Note algo importante: o conceito mesmo de homologia de um determinada estrutura

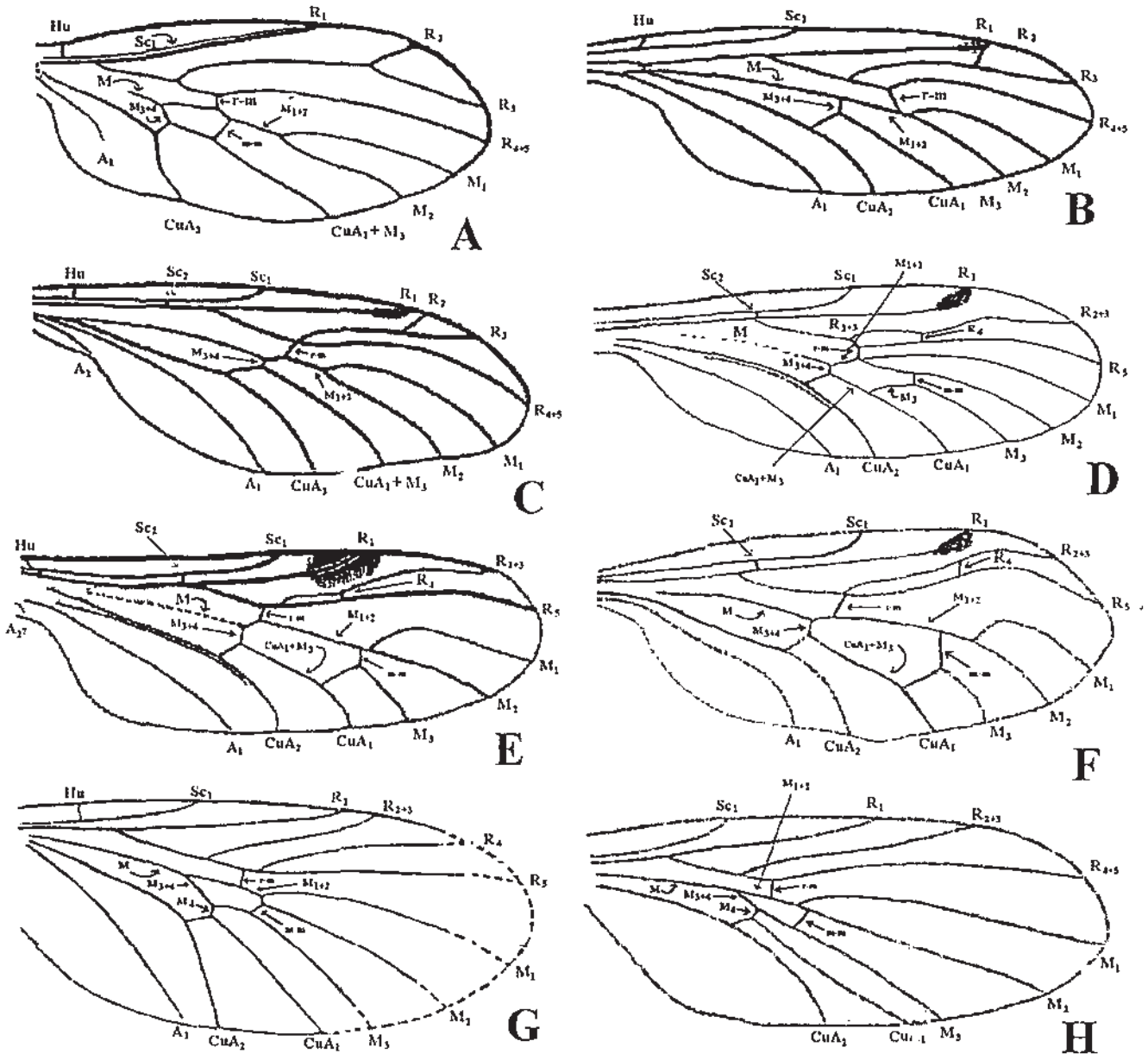


Figura 13.8. Interpretação da homologia das nervuras alares das espécies de Diptera da Figura 7.17.

em espécies diferentes diz respeito à presença dessa estrutura, na mesma condição ou não, na espécie ancestral comum mais recente entre elas. Essa espécie ancestral, hoje em dia, não pode ser observada diretamente. Assim, *sempre a interpretação de homologia (ou de não homologia) corresponderá a uma hipótese*.

Dalton de Souza Amorim

Capítulo 14
Glossário

ACCTRAN - Critério de decisão sobre a evolução de caracteres, no procedimento de otimização, em que, havendo incongruência na matriz, para cladogramas com um mesmo número de passos evolutivos, a opção com um único surgimento anterior da condição apomórfica e uma ou mais reversões para a condição plesiomórfica é preferida em relação a dois ou mais surgimentos independentes, homoplásticos da mesma apomorfia.

ANAGÊNESE, *s.f.* - Conjunto de processos que alteram a *forma* –qualquer das características holomorfológicas– de um ramo filético, sem provocar a subdivisão do próprio ramo. Em especial, destacam-se os processos de mutação, que geram novos alelos, e seleção diferencial de genótipos e deriva genética, que alteram sua freqüência e, eventualmente, eliminam alelos. Anagênese é um processo contínuo na evolução das espécies, sendo que a cladogênese (v.) atua em momentos determinados.

ANALOGIA, *s.f.* - Relação de semelhança existente entre duas estruturas que desempenham a mesma função em um organismo, as quais podem ou não ser homólogas.

APOMORFIA, *s.f.* - Estado derivado de um caráter em uma série de transformação. O conceito envolve tanto a questão do tempo, quanto da forma. Uma apomorfia é uma condição mais recente que outra homóloga, pré-existente, a partir da qual ela se originou. Além disso, ela é a condição de uma estrutura que resultou da ocorrência de uma ou mais mutações, alterando a forma plesiomórfica correspondente.

APOMÓRFICO, *adj.* - Estado ou condição de uma estrutura que apresenta uma apomorfia.

ARQUEOMORFIA, *s.f.* - Estado apomórfico de um caráter compartilhado pelos membros de um grupo, mas que não é uma sinapomorfia desse grupo, tendo surgido em um nível mais abrangente de generalidade.

ARQUEOMÓRFICO, *adj.* - Estado ou condição de uma estrutura que apresenta uma arqueomorfia.

ÁRVORE FILOGENÉTICA (no sentido da Sistemática Filogenética) - Dendrograma em que os táxons terminais são populações, espécies ou grupos de espécies, cujas relações entre eles indica afinidade filogenética (ancestralidade comum exclusiva em diversos níveis), em que os eventos de divisão em cada nível correspondem a eventos supostos de especiação e em que cada nível da hierarquia corresponde a uma espécie ancestral, nomeada ou não.

AUTAPOMORFIA, *s.f.* - Estado derivado de um caráter restrito, no universo de abrangido por um discurso (o cladograma), a um táxon terminal.

AUTAPOMÓRFICO, *adj.* - Estado ou condição de uma estrutura que apresenta uma autapomorfia.

CARÁTER, *s.m.* – Aquilo que é modificado em uma série de transformação (com a incidência de uma ou mais mutações), alterando a forma plesiomórfica de uma estrutura para a forma apomórfica. Pode-se ver o caráter como a própria condição apomórfica, como usualmente é tratado na literatura. No entanto, formas ainda mais apomórficas não possuem essa condição, mas ainda assim compartilham a apomorfia. Nesse sentido, o caráter pode ser visto como a modificação ocorrida e não necessariamente a forma resultante.

CATEGORIA TAXONÔMICA – Nível em uma hierarquia que leva um nome ou um índice, que se apõe ao nome de um táxon, para indicar a posição que esse táxon ocupa em relação a outros táxons na hierarquia. As categorias taxonômicas mais usuais são as categorias lineanas. Têm sido propostos índices numéricos que funcionam como categorias taxonômicas, outros nomes que indicam idade absoluta dos táxons, e categorias que correspondem a componentes biogeográficos.

CENÁRIO EVOLUTIVO - Narrativa em que se incluem, além das relações de ancestralidade comum exclusiva (v. árvore filogenética), outros dados evolutivos, como a taxa de diferenciação holomorfológica relativa dos ramos, a distribuição geográfica e o ambiente ocupados pelas espécies ancestrais de um grupo e/ou outros eventos ocorridos em sua história.

CLADOGÊNESE, *adj.* - Conjunto de processos que resulta na divisão de uma espécie em duas ou mais espécies descendentes efetivamente isolados uma das outras, de modo geral pelo surgimento de uma barreira geográfica. Os processos mais usuais responsáveis por divisões cladogenéticas são eventos de vicariância e de dispersão.

CLADOGRAMA, *s.m.* - Diagrama indicando as relações de parentesco filogenético entre ramos terminais, que podem ser populações, espécies ou grupos monofiléticos supra-específicos.

CONGRUÊNCIA, *s.f.* (entre caracteres) - Relação entre dois ou mais caracteres ou conjuntos de caracteres que, alternativamente, (1) são ambos sinapomórficos para o mesmo nível de generalidade ou (2) que o conjunto completo de espécies ou populações que é sinapomórfico para um

grupo corresponde a um subgrupo do conjunto para o qual o outro ou os outros caracteres são sinapomórficos (v. incongruência).

Consenso, *s.m.* – Em Sistemática Filogenética, usa-se para referir-se à informação comum sobre parentesco entre cladogramas com hipóteses ao menos parcialmente discordantes. Há diferentes critérios de consenso.

Convergência, *s.f.* – Processo adaptativo em grupos separados que resulta em uma relação de semelhança não homóloga. Mais estritamente, a convergência surge quando condições plesiomórficas distintas sofrem modificações resultando em condições apomórficas semelhantes. É um caso particular de homoplasia (v. Homoplasia; Paralelismo).

Deltran - Critério de decisão sobre a evolução de caracteres, no procedimento de otimização, em que, havendo incongruência na matriz, para cladogramas com um mesmo número de passos evolutivos, a opção com mais de um surgimento da condição apomórfica é preferida em relação a um único surgimento da condição apomórfica em um nível maior de generalidade e uma ou mais reversões para a condição plesiomórfica (v. Acctran; Otimização).

Dendrograma, *s.m.* - Qualquer diagrama ramificado em que elementos terminais são reunidos entre si, em vários níveis, por algum critério. Em Sistemática, os critérios mais comuns de reunião são semelhança geral, média numérica de semelhança e parentesco filogenético.

Distribuição (geográfica) Replicada - Condição particular de distribuição geográfica de um grupo em que um nível maior de generalidade tem dois ou mais de seus subgrupos repetindo um determinado padrão de disjunção.

Eidoforonte, *s.m.* - Diz-se do ramo filético –deme, população ou espécie– geograficamente isolado de qualquer outro ramo filético, independentemente do grau de diferenciação em relação a outras entidades biológicas semelhantes. Um eidoforonte é a própria unidade evolutiva, uma vez que não há, efetivamente, qualquer barreira geográfica entre seus membros, situação próxima à panmixia.

Espécie ancestral - Espécie que se partiu, originando duas ou mais populações que, mais adiante, têm o *status* de espécie. Quando uma espécie se divide em duas –ainda que uma delas corresponda a uma população extremamente pequena–, ela se tornou uma espécie ancestral.

Espécie descendente - Espécie gerada pela divisão cladogenética de uma espécie ancestral.

Filogenia, *s.f.* - A história evolutiva de um grupo, incluindo as relações de parentesco entre suas espécies ancestrais em vários níveis e as espécies descendentes.

Grado, *s.m.* - Nome utilizado pela escola gradista para um determinado nível evolutivo de um grupo.

Grupo externo, *s.m.* - Toda e qualquer espécie ou grupo de espécies que filogeneticamente não pertença a um grupo supostamente monofilético abordado em um momento de uma análise. Eventualmente, uma espécie pode não pertencer *taxonomicamente* a um grupo, mas mostrar-se filogeneticamente parte dele, devido a deficiência na sistemática tradicional, causando problemas em uma análise.

Grupo holofilético - Grupo taxonômico que inclui uma espécie ancestral e todas as suas descendentes, denominado simplesmente "grupo monofilético" na escola filogenética.

Grupo-irmão, *s.m.* - A espécie ou grupo monofilético supra-específico mais próximo de um determinado grupo monofilético em foco em um momento do discurso.

Grupo merofilético - Um grupo taxonômico composto por apenas parte das espécies descendentes de uma espécie ancestral, às vezes incluindo (grupo merofilético parafilético) ou não (grupo merofilético polifilético) a própria espécie ancestral.

Grupo merofilético parafilético - Um grupo taxonômico correspondente a um grupo monofilético maior do qual se retirou uma ou mais de suas espécies descendentes ou grupos monofiléticos descendentes.

Grupo merofilético polifilético - Um grupo taxonômico correspondente a um grupo monofilético maior do qual se retirou um grupo merofilético parafilético subordinado.

Grupo monofilético - Na definição aqui adotada, um grupo taxonômico composto por uma espécie ancestral e todas as suas espécies descendentes. Na escola gradista, denominam-se monofiléticos todos os grupos taxonômicos que não sejam merofiléticos polifiléticos; na escola filogenética, isso inclui os grupos monofiléticos e merofiléticos parafiléticos.

Heterobatmia, *s.f.* – É a distribuição recíproca de sinapomorfias e simplesiomorfias entre grupos irmãos.

Holomorfologia, *s.f.* - O conjunto de todas as características do genótipo ou da base genética de um indivíduo, de uma espécie ou grupo de espécie, desde uma seqüência de bases no ácido nucléico, até mecanismos genéticos de desenvolvimento embrionário, estruturas morfológicas de semaforontes, aspectos comportamentais, fisiológicos, bioquímicos etc.

Homologia, *s.f.* - Relação entre estruturas em indivíduos ou espécies distintos, presentes em cada um deles devido à herança dessa estrutura desde a espécie ancestral comum mais recente das duas, transmitida ininterruptamente ao longo das gerações ou de espécies descendentes intermediárias.

Homoplasia, *s.f.* - Relação de semelhança entre estruturas em indivíduos ou espécies distintos presentes em cada um deles devido à ocorrência independente, em níveis de generalidade distintos, de modificações que resultaram na condição apomórfica semelhante.

Homoplástico, *adj.* - Estado ou condição de uma estrutura que apresenta uma homoplasia.

Incertae sedis - Expressão que se adiciona ao nome de um táxon –subespécie, espécie ou grupo supra-específico– indicando que ele pertence a um grupo monofilético maior sem que se possa determinar precisamente em que nível dentro do grupo ele se encaixa.

Incongruência (entre caracteres), *s.f.* - Relação entre dois ou mais caracteres em que a condição de um deles é apomórfica para um conjunto de populações ou espécies e a condição do outro ou dos outros é apomórfica para apenas uma parte desse primeiro conjunto e para uma ou mais populações ou espécies que não o integram. A incongruência de caracteres é indicativo de que ao menos um dos estados apomórficos incongruentes dos caracteres envolvidos corresponde a uma semelhança homoplástica ou que há a ocorrência de uma reversão (ou, em casos excepcionais, se há hibridação filética).

Índice de consistência - Cálculo numérico que expressa a

relação entre o número total de caracteres apomórficos em uma série de transformação ou em um conjunto de séries de transformação em um cladograma e o número efetivo de passos ocorridos. Esse índice sempre corresponde a um valor numérico positivo entre 0 e 1,0. Quando não há homoplasias, esse valor é 1,0; o aumento da freqüência de homoplasias aproxima esse valor de zero.

ÍNDICE DE CONSISTÊNCIA REESCALONADO - Cálculo numérico do produto do índice de consistência pelo índice de retenção. Esse índice é sempre um número positivo entre 0 e 1,0, afetado mais fortemente pela ocorrência de homoplasias e menos fortemente pela ocorrência de autapomorfias.

ÍNDICE DE RETENÇÃO - Cálculo numérico que expressa a relação entre duas diferenças: a diferença entre o número de efetivo de passos e o número máximo de passos possíveis e a diferença entre o número de caracteres e o número de passos possíveis. Esse índice sempre corresponde a um valor numérico positivo entre 0 e 1,0, que se aproxima de 0 à medida em que houver um maior número de autapomorfias e de homoplasias e se aproxima de 1,0 à medida em que houver um maior número de caracteres sinapomórficos não autapomórficos no cladograma e que não estiverem sujeitos a homoplasia.

MATRIZ DE CARACTERES - Base de dados que sintetiza as observações feitas sobre a condição de um conjunto limitado de caracteres para um determinado conjunto de táxons terminais. As matrizes podem ser polarizadas ou não polarizadas. Há uma função entre as matrizes polarizadas e os cladogramas correspondentes, no sentido de que a análise do cladograma deve permitir inequivocamente a recuperação da informação na matriz de caracteres.

MEROFILETISMO - A condição de um grupo que é merofilético.

MONOFILIA - A condição de um grupo que é monofilético. O termo monofilia é incorreto e deve ser evitado, uma fez que "-filia" (do grego -φυλια) designa "amizade, afinidade por" e não condição.

NÍVEL DE GENERALIDADE - Uma posição determinada na hierarquia filogenética dos organismos. É usado para referir-se a uma espécie ancestral (ou a uma espécie terminal) ou aos caracteres nesse nível.

NOVIDADE EVOLUTIVA - Evento de alteração, através de uma mutação, de uma estrutura pré-existente, gerando uma condição nova. A novidade evolutiva pode referir-se ao próprio DNA ou à sua expressão fenotípica.

OTIMIZAÇÃO, *s.f.* - Procedimento de interpretação da evolução (anagenética) de uma série de transformação particular à luz do conjunto de caracteres disponíveis em um determinado momento da análise, de maneira que são definidos os níveis de generalidade em que cada condição apomórfica surgiu. Há diferentes critérios para proceder à otimização quando há incongruência entre os caracteres envolvidos.

OTU (*operational taxonomic unity*, unidade taxonômica operacional) – Cada um dos táxons terminais em uma análise fenética, sejam organismos, populações, espécies ou grupos de espécie.

PARALELISMO, *s.m.* – Processo adaptativo que resulta em uma relação de semelhança entre condições não homólogas de caracteres, produzida pela alteração de uma mesma condição plesiomórfica em espécies distintas resultando em condições apomórficas semelhantes. É um caso particular de homoplasia.

PARCIMÔNIA (em análises filogenéticas), *s.f.* - Critério metodológico de decisão, em uma análise filogenética, pelo qual, entre cladogramas alternativos, opta-se pelo que demanda o menor número de homoplasias.

PLANO BÁSICO, *s.m.* – Reconstrução da espécie ancestral de um táxon. Às vezes, referido como *ground plan* ou como *Bauplan*.

PLESIOMORFIA, *s.f.* – A condição mais antiga, pré-existente, em uma série de transformação.

PLESIOMÓRFICO, *adj.* - Estado de uma estrutura que apresenta uma plesiomorfia.

PLÉSION – Nome que se apõe a táxons extintos em uma classificação filogenética, qualquer seja seu nível de generalidade.

POLARIZAÇÃO (de séries de transformação), *s.f.* - Determinação da direção da evolução de uma série de transformação. Isso implica a ordenação temporal das condições conhecidas da estrutura.

POLITOMIA, *s.f.* – Expressão de incerteza sobre as relações de parentesco entre três ou mais táxons em um nível de generalidade maior.

REVERSÃO, *s.f.* - Caso particular de apomorfia em que a condição derivada é semelhante a uma condição plesiomórfica anterior.

SEMAFORONTE, *s.m.* – O organismo individual em um intervalo mínimo de tempo. Diz-se de cada uma das etapas pelas quais um organismo passa ao longo de sua história ontogenética, como é um exemplo a seqüência "ovo / larva / pupa / adulto".

SEDIS MUTABILIS - Expressão que se adiciona ao nome de cada um de três ou mais táxons em uma classificação filogenética por seqüenciação indicando que as relações entre os táxons nesse nível não é conhecida.

SEQÜENCIAÇÃO, *s.f.* - Mecanismo de construção de classificações filogenéticas em que cada grupo é irmão do conjunto dos táxons abaixo dele naquele nível.

SÉRIE DE TRANSFORMAÇÃO – Seqüência de mudanças evolutivas ocorrida entre dois ou mais estados de caracteres homólogos e diferentes entre si, em que a condição mais antiga –plesiomórfica– foi transformada na outra ou nas outras formas, apomórficas.

SIMPLESIOMORFIA, *s.f.* - Compartilhamento da condição plesiomórfica de um caráter por um conjunto de populações ou de espécies, considerando uma forma apomórfica derivada dela.

SINAPOMORFIA, *s.f.* - Compartilhamento da condição apomórfica de um caráter por um grupo, supostamente exclusiva dele.

SINAPOUSIA, *s.f.* – Ausência, em todos os elementos de uma população, espécie ou grupo supra-específico de uma das formas alélicas de um loco gênico, previamente presente em uma espécie ou população ancestral do grupo.

SINTREPTIA, *s.f.* - Compartilhamento por ao menos parte ou por todos os elementos de uma espécie ou de um grupo supra-específico de uma mutação surgida na espécie ou população ancestral mais recente desse grupo, independentemente de o alelo apomórfico estar ou não fixado em uma ou mais das populações ou espécies descendentes.

SUBORDINAÇÃO - Mecanismo de construção de classificações filogenéticas em que todos os níveis de generalidade têm nomes e em que, dado um nível taxonômico qualquer, todos os táxons imediatamente subordinados têm categoria taxonômica igual entre si e necessariamente inferior à do táxon inclusivo no nível de generalidade imediatamente mais abrangente.

TÁXON[1], *s.m.* - Agrupamento cujos elementos são organismos biológicos e cuja definição seja algum tipo de semelhança compartilhada por eles. Táxons podem ser naturais, no sentido de serem monofiléticos (ou seja, a relação entre seus elementos existe independentemente de nossa capacidade de descobri-la), ou artificiais, no sentido de que eles são reunidos com base em semelhanças, mas não correspondem a um grupo monofilético. As semelhanças que os une podem corresponder a sinapomorfias, simplesiomorfias, arqueomorfias ou homoplasias.

VICARIÂNCIA - Mecanismo de evolutivo em que a distribuição de uma espécie ancestral é fragmentada em duas ou mais áreas, gerando uma barreira geográfica efetiva entre as subpopulações isoladas. A *disjunção* observada entre as partes isoladas não é resultado do movimento de uma parte de uma população para uma área que não era ocupada anteriormente, superando uma barreira existente, mas do aparecimento da barreira que isola as populações ou grupos disjuntos. A soma das áreas ocupadas pelas populações descendentes, atualmente disjuntas, deverá ser relativamente próxima à distribuição geográfica da espécie ou população ancestral.

Índice Remissivo

Índice Remissivo

Abdômen, 23, 42, 137, 139, 142
Ácaros, 141
ACCTRAN, 81, 82, 84, 147, 148
Actinopterygii, 32, 94, 96, 101
Adaptativo, 26, 93, 133, 148, 149
Agnatha, 32, 50, 94
AIDS, 115, 117
Alelo, 16, 26, 30, 38, 51,55, 56, 136, 147,149
"Algae", 140
Alimentação, 23, 48, 49, 93, 95, 116, 126
Anteiva, 135
Aminoácido,114
Âmnion, 94, 96, 135, 141
Amniota, 20, 23, 24, 27, 33, 61, 94-96, 138, 141
Amphibia, 93, 94, 140
Anagênese, 21, 147
Anaethalion, 105
Análise computacional, 47, 55
Analogia, 20, 36, 147
Angiospermas, 25, 30, 31, 108, 109, 136-141
Anisopodidae, 101, 108, 109, 113, 136
"Annelida", 137, 139
Anoplura, 37, 42, 141
Anthophyta, 139-141
Anthropoidea, 136
Anura, 138
Apidae, 116, 136
Apis, 23, 117, 135
Apomorfia, 19, 21-26, 29, 30, 36, 38, 40, 42, 50, 56, 64, 70, 76, 81-83, 94, 96, 104, 114, 131-134, 140, 141, 147, 149
Apomórfico, 23, 24, 26, 29, 30, 36, 38, 39, 44, 50, 51, 54, 55, 60, 65, 80, 93, 94, 122, 136-138, 141, 147-149
"Apterygota", 140
Arachnida, 113, 137
Aranhas, 101, 141
Araucaria, 135
Archaeopteryx, 29
Arqueomorfia, 25, 29, 36, 83, 115, 147, 150
Arqueomórfico, 147
Arthropoda, 26, 31, 113, 126, 137, 139, 140
Árvore filogenética, 45, 60, 61, 147
Asa (em insetos), 26, 37, 53, 89, 94, 126, 132, 136, 141
Asa (em vertebrados), 20, 21, 35, 36, 48
Ascomycota, 138
Asteroidea, 138
Australopithecus, 140
Autapomorfia, 24, 61, 66, 70, 71, 77, 147
Autapomórfico, 24, 71, 147
Autotrófico, 138
Aves, 20, 21, 24, 27, 29, 32, 33, 35-38, 44, 53, 62, 88, 91, 93-96, 105, 117, 125, 130, 135, 136, 138-140
Avestruz, 135
Bactérias, 16, 24, 50, 114, 138, 140
Baleia, 43, 135
Base genética, 118, 125, 132, 148
Beija-flor, 20, 136
Bexiga natatória, 50, 94-96, 136, 137
Bico, 20, 29, 37, 140
Bilateralidade, 138, 139
Biogeografia, 15, 105, 107, 114
Biologia Comparada, 15, 16, 18-20, 117
Biologia Molecular, 114, 117
Bioquímica, 15, 19, 20, 48, 49, 95, 116, 118, 125, 132
Bípede, 23, 29, 136
Borboletas, 136, 138
Bovidae, 21
Bráctea, 136
Brânquia, 19, 137
"Bryophyta", 33, 140
Callithrix, 135
Camelo, 137
Cápsula cefálica, 23, 142
Caráter, 16, 20-26, 29, 30, 36,38-45, 48, 50-52, 54-56, 64-66, 69-71, 74-85, 95 96, 117-119, 122, 124, 125, 127-130, 132, 133, 136, 138, 140, 142, 145, 147, 149
Carioteca, 22, 24, 28, 30
Casco, 36
Calstas, 37
Categoria taxonômica, 90, 92, 94, 99, 105, 147, 149
Cavalo, 114, 137
Cavernícola, 116
Cavidade gástrica, 137
Cecidomyiidae, 137
Celoma, 23, 24, 27, 30, 34, 126, 132, 136, 139, 140
Célula, 15, 20, 25, 28, 30, 34, 104, 126, 137, 139, 140
Celulose, 135, 140
Cenário evolutivo, 60, 147
Cephalochordata, 50
Cerambycidae, 36
Cérebro, 136
Cetacea, 138
Cheliceromorpha, 50, 139
Chelonia, 138
Chimpanzé, 135
Chiroptera, 38, 53, 115, 116, 132
Chloroxybacteria, 138
Choanata, 137-140
Chondrichthyes, 32, 50, 94, 139
Ciclo de vida, 42, 49, 115, 136
Ciclostomados, 137
Ciliophora, 138, 139
Cladismo, 123, 134
Cladogênese, 19, 61, 108, 147
Cladograma, 24, 31, 40, 41, 43, 45, 47, 49, 50, 53, 57-72, 74-80, 82-86, 99-104, 107, 110, 119-124, 127, 128, 130, 131, 133, 134, 141, 142, 147-149
Classe, 16, 27, 31, 32, 88-90, 93-95, 99, 101, 103-105, 107, 124
Clitellata, 138
Clitelo, 138
Clorofila, 25, 135, 138, 139
Cloroplasto, 137, 139
Cnidaria, 136, 137, 139
Cobras, 136, 139, 141
Codificação, 54, 70, 122, 124, 127, 130
Coelomata, 26, 29, 30, 136-139, 141
Coleoptera, 36, 113, 136-139
Collembola, 37
Colubridae, 135, 137
Coluna vertebral, 23
Comportamento, 19, 53, 61, 93, 95, 116-118, 125-126,135
Concha, 136-138, 141
Congruência (entre caracteres), 38, 39, 42, 43, 47, 76-80, 107, 114, 131, 134, 147
Coniferophyta, 139, 140
Consenso, 66-69, 97, 106, 122, 124, 148
Convergência, 36, 37, 148
Coração, 115, 137, 139
Cordados, 34, 35, 137, 138
Coxopodito, 137-139
Cretáceo, 61, 105, 106
Crocodilia, 29, 35, 95, 139, 140
Crocodiliformia, 96
Cromossomos, 21, 126
Crotalus, 135, 137
"Crustacea", 33, 112, 137
Culex, 135
Culicidae, 138
Curculionidae, 111
Cúspide, 21, 132
Cyanobacteria, 138
Cycadophyta, 140
Dados moleculares, 117, 128, 131
DELTRAN, 81, 82, 84, 148
Dendrograma, 59, 60, 147, 148
Dentes, 21, 130, 135, 136, 138, 140, 142, 143
Deriva genética, 30, 147
Despigmentação, 36
Dipnoi, 32, 94-96, 132,137, 139, 140
Diptera, 23, 25, 26, 30, 33, 37, 45, 55, 63, 86,101, 105, 106,108, 136, 139, 141
Distribuição
geográfica, 60, 147, 148, 150
geográfica replicada, 107, 108, 148
Ditomyiidae, 109
Diversidade biológica, 15-17, 24, 30, 45, 58, 63, 64, 66, 88, 89, 95, 103, 114
DNA, 16, 20, 21, 81, 117, 128, 140, 149
Doliolária, 139
Drosophila, 16, 135
Ecdysozoa, 26, 27, 45
Echinodermata, 31, 137-139, 141
Echiura, 45
Ecologia, 114
Ecológico, 26
Eidoforonte, 92, 148
Eidos, 89
Élitro, 36, 136, 138, 139
Elopomorpha, 105
Ema, 20, 135
Embriologia, 15, 48
Enraizamento, 48, 53, 127
Ensifera, 37
Enterocoela, 45
Enzima, 117, 118
Ephemeroptera, 136, 137, 141
Erodiscini, 111, 112
Escamas, 22, 138
Escola
fenética, 17, 92, 93
filogenética, 123, 148
gradista, 93, 148
Escutelo, 26
Especiação, 17, 62, 147
Espécie (como categoria), 15, 19, 21, 24, 30, 31, 36, 38, 39, 45, 46, 50, 51, 55, 58, 60,

61, 64, 65, 76, 86, 89, 90-93, 99, 101-107, 110-112, 114, 117, 118, 127, 129, 131, 133, 137, 143, 144, 146
Espécie ancestral, 19-21, 24, 31, 32, 39, 53, 60, 61, 82, 93, 104, 105, 107, 109, 110, 112, 129, 137, 145-150
Espécie descendente, 148
Espécie fóssil, 60
Espermatozóide, 135-137
Espículas, 138
Estados múltiplos, 52, 54, 122, 124, 129, 130, 134
Esterno (torácico), 138, 140
Etologia, 15, 114
Eucarya, 30, 36, 137-140
Euglena, 138
Eumetazoa, 24, 34, 139
Eurypterida, 137
Euosteichthyes, 138, 140
Evolução biológica, 15, 20, 36, 60, 92, 140
Família (como categoria), 31, 40, 45, 46, 50, 56, 60, 63, 89, 99, 100-106, 112, 115, 139
Felidae, 136
Fenotípico, 132
Fenótipo, 16, 26
Filogenia, 19, 24, 27, 30-34, 36, 39-41, 43, 48, 52, 53, 58-64, 66, 67, 72, 78, 88, 93-101, 103, 105, 106, 109-112, 114-117, 119, 125, 127-130, 133, 148
Fisiologia, 15, 19, 48, 49, 116, 136
Flor, 20, 30, 44, 135, 136
Folhas, 136, 139
Foraminifera, 138
Formicidae, 139
Fóssil, 60, 104, 105
Fotossíntese, 138
Frugivoria, 115
Fruto, 30, 135, 137
Fungi, 114, 138
Gameta, 15, 30, 136
Gânglio, 139
Garra, 36, 124, 142
Gastrópodes, 141
Genes, 16, 81, 132
Genética, 15, 30, 51, 118, 125, 132, 147, 148
Genética de populações, 51
Gênero (como categoria), 40, 45, 46, 50, 53, 89-91, 100, 101, 105, 106, 109-112, 140
Genus, 89, 90
Gimnospermas, 44, 140
Glândulas mamárias, 140, 141
Glicólise, 138
Gnathomorpha, 50, 137, 139
Gnathostomata, 24
Gnetophyta, 139, 140
Gondwana, 108, 109
Gorila, 135
Grado, 93-95
Gramíneas, 44
Grupo
de estudo, 43, 45, 50-53, 127, 129, 130
externo, 27, 35, 50-53, 138, 148
holofilético, 148
interno, 27, 43, 45, 46, 51-53, 62, 126-, 127, 130
monofilético, 27, 29-36, 39, 43, 44, 46, 47, 51, 53, 60-68, 74-76, 80, 82, 94, 95, 103, 1034, 108, 115, 126, 136, 140-142, 148, 150
merofilético, 32, 33, 35, 148
parafilético, 33
Grupo irmão, 108
Grupo+, 103
Hábitat, 49, 93-96
Hábito alimentar, 115
Hemicordados, 35
Hemiptera, 137
Hemocianina, 139
Hemoglobina, 135, 138, 139
Heterobatmia, 148
Heterotrófico, 138
Hexapoda, 23, 26, 31, 89
Hifa, 138
Hipótese, 21, 27, 40, 43, 45, 47, 48, 50, 52, 54, 60, 61, 64-66, 70, 72, 74, 76, 78-80, 82, 84, 95, 106, 108, 117, 119, 125-130, 132, 134, 140, 142, 145, 146, 148
Hirudínea, 138
Histologia, 19
Holometabola, 38, 44, 89, 137-139, 141
Holomorfologia, 148
Holotúrias, 137
Homeotermia, 138, 140
Homo, 63, 90, 117, 135, 136, 140
Homogenético, 20
Homologia,
(conceito), 19-21
primária, 21, 45, 48, 52, 54, 55, 64, 70, 80, 118, 119, 121, 125-127, 129, 145
secundária, 21, 82, 124, 125
Homonímia, 37, 126
Homoptera, 137
Homoplasia, 30, 36-38, 42-44, 51, 65, 66, 69, 71, 76, 121, 122, 127, 128, 130, 133, 140, 142, 143, 148, 149
Homoplástico, 37, 41, 43, 69, 70, 81, 136, 148
Homozigotos, 26
Hormônios, 117, 139
Hymenoptera, 23, 116, 136, 137, 139, 141
Incertae sedis, 105, 148
Incongruência, 17, 27, 38-41, 43, 45, 68, 74-80, 95, 120, 125-127, 129-131, 133, 134, 147-149
Idealismo platônico, 58, 97
Índice,
de consistência, 69, 70, 72, 85, 122, 141, 148
de consistência reescalonado, 71, 149
de retenção, 70-72, 149
Insecta, 30, 33, 55, 89, 94, 101, 113, 136-139, 141
Insetívoro, 115, 124
Invertebrado, 25, 35, 115
Iridaceae, 136
Íris, 135
Isoptera, 136, 141
Jabutis, 136
Lábio, 141
Lacertilia, 140
Larva (de insetos), 19, 23, 44, 62, 89, 135, 139, 141, 149
Leão, 136
Leguminosas, 137
Leishmania, 135
Lêmures, 136
Lepidoptera, 137, 138
Lignina, 135
Liliaceae, 138
Lírios-do-mar, 137
Loco (gênico), 16, 51, 55, 56, 117, 138, 149
Lumbricus, 135
Malacostraca, 23, 137
Mallophaga, 37, 141
Mammalia, 25, 27, 33, 38, 43, 61, 93, 94, 116, 138-140
Mandíbula, 23, 130, 137, 139, 141
Margaridas, 31, 44
Marsupial, 21
Mastigophora, 50
Matriz (de caracteres), 16, 40, 45, 47-56, 62, 65, 66, 70, 75, 78-80, 85, 86, 93, 119, 121, 122, 124-126, 128-134, 141, 142, 147-149
Maxila, 23, 135, 137, 141
Mecoptera, 137
Mecopteroidea, 89
Megachiroptera, 115
Meiose, 138, 139
Membros anteriores, 21, 23, 36, 95, 132, 136, 137, 141
Merofiletismo, 149
Metameria, 23, 26, 27, 45
Metanefrídeos, 132, 136, 138, 139
Metazoa, 31, 114, 132, 138-141
Microchiroptera, 115
Miriápodes, 23, 24, 136
Mitocôndria, 137, 139
Mollusca, 31, 45, 50, 137
Moluscos, 26, 27, 32, 34, 136, 138, 139, 141
"Monera", 138, 140
Monoplacophora, 138
Monotremata, 60, 138
Morfologia, 19, 31, 36, 41, 48, 49, 53, 61, 95, 116, 117, 125, 141, 148
Multicelularidade, 139
Mus, 15, 135
Musca, 91, 92, 135, 136
Musculatura, 37, 141
Mutação, 21, 30, 41, 125, 132, 133, 147, 149
"Myriapoda", 136, 137, 141
Myrmeleontidae, 136
Myxomycota, 138
Nectarivoria, 115
"Nematocera", 33
Nematódeos, 27
Nemertea, 45
Neoptera, 89, 137, 141
Neornithes, 140
Nervuras (alares), 37, 40, 86, 126, 136
Nicho (ecológico), 49, 93
Ninho, 15, 136, 137
Nível de generalidade, 21, 39, 46, 56, 80, 81, 84, 102, 139, 147, 149, 150
Nível de universalidade, 92
Notofagus, 108, 109, 135
Novidade evolutiva, 21, 149
Nudibrânquios, 137, 141
Nymphaea, 141
Odonata, 137
"Oligochaeta", 138, 139
Onfaloplacenta, 138
Ontogenia, 21
Ontologia, 16, 89, 91, 92, 104, 105, 133
Onychophora, 26, 27, 50, 61, 126, 137, 140
Oomycota, 138
Opiliões, 141
Orangotango, 135
Orchidaceae, 28, 29
Ordem (como categoria), 46, 89, 101, 102, 105
Ordenação, 16, 47, 54, 55, 80, 88, 114, 149
"Orthoptera", 33
Osso, 21, 36, 132, 135
Otimização, 45, 51-54, 66,79, 80, 82-84, 96, 126, 133, 147-149
OTU, 149
Ouriço-do-mar, 135
Ovo, 19, 21, 104, 149
Palmae, 28
Palpo maxilar, 135, 137
Pan, 135, 136
Pangea, 108
Papagaio, 20
Paralelismo, 36, 37, 40, 148, 149

Paramecium, 117
Parcimônia, 40-43, 50, 51, 53-55, 65, 79, 80, 84, 93, 121, 125,130, 131, 133, 134, 149
Pêlos, 22, 24, 27, 36, 38, 43, 93, 132, 135, 136, 140
Pentastomida, 26, 126, 140
Pesagem (de caracteres), 40, 131
Pesagem *a posteriori*, 40, 131
Pesagem sucessiva, 68, 124, 131, 134
Pescoço, 136
Pétalas, 28
Phlebotominae, 28
Pimenta, 135
Piolho, 37, 42, 141
"Pisces", 32, 93-95, 140
Placenta, 132, 138
Planária, 135, 136
Plano básico, 44, 50, 53, 55, 56, 82, 83, 86, 115, 136, 141, 145, 149
Plantas, 15, 24, 30, 58, 89, 109, 136-138,140, 141
Plastrão, 138
Platyhelminthes, 23, 27, 45, 137
Plesiomorfia, 19, 21, 22, 25, 26, 29, 35, 36, 44, 96, 137, 138, 140, 149
Plesiomórfico, 24, 43, 54, 55, 65, 137, 138, 149
Polaridade, 25-27, 29, 36, 53, 54, 64, 66, 122, 127
Polarização
(geral), 26, 27, 30, 36, 45, 50-53, 70, 80, 121, 127, 130, 134, 143, 149
de séries de transformação, 25, 53, 143
Pólen, 136
Polimorfismo, 16, 51
Politomia, 59, 62-64, 66, 70, 74, 75, 77, 100, 103, 127, 149
"Polychaeta", 26, 33
População, 26, 30, 31, 51, 55, 60, 92, 104, 112, 118, 131, 148-150
Porifera, 25, 132, 137-139
Portunidae, 137
Pós-matriz (fase), 130, 134
Pré-matriz (fase), 128, 130, 134
Previsão (poder de), 66, 115
Procariotos, 15, 23, 24, 61, 131
Processo evolutivo, 77, 57, 92, 133
Prochloron, 138
Programas (numéricos), 47, 49, 51, 53-55, 69, 74, 81, 93, 117, 123, 127, 131, 133, 134
Proteína, 15, 117, 138-140
"Protoctista", 33
Protozoários, 24, 50, 114, 115, 137, 138, 140
Pseudocelomia, 126
Psychoda, 135
Pterygota, 25, 29, 30, 33, 37, 38, 89, 93, 94, 136, 139, 140
Puff (cromossômico), 135
Pulmões, 95, 137, 141
Quaternário, 17, 112
Quelíceras, 139, 141
Quetzalcuilinidae, 86
Rádula, 30, 141
Rãs, 138
Rattus, 135
Reino (como categoria), 50,89, 90, 103
"Reptilia", 33, 61, 93-95, 140
Reprodução, 93, 95, 127, 140, 141
Retrovisão (poder de), 66
Reversão, 37, 43, 44, 51, 52, 55, 56, 66, 69, 70, 81, 83, 84, 124, 139, 148, 149
Rhizopoda, 138
Rhynchosciara, 135
Rim, 137
Rinoceronte, 136, 137
RNA, 128, 140
Rubiaceae, 138
Sapos, 138
Sarcopterygii, 96
Scaphopoda, 138
Scatopsidae, 109, 113, 137
Sedis mutabilis, 103, 149
Semaforonte, 19, 148, 149
Seqüenciação, 90, 99, 102-105, 112, 149
Seqüencias (moleculares), 21, 114, 128
Série de transformação, 22-26, 48, 51-54, 69, 70, 80, 84, 85, 96, 118, 124, 130-132, 137, 139, 147, 149
Serpentes, 23, 31, 35, 94, 140, 141
Simplesiomorfia, 24, 25, 29, 33, 35-37, 56, 64, 128, 140, 148-150
Sinapomorfia, 21, 24, 25, 27, 29-31, 34, 36-47, 50, 56, 60, 61, 63-66, 69-71, 76-80, 83, 95, 105, 115, 119, 122, 127, 128, 131, 133, 138-143, 147-150
Sinapousia, 125, 149
Sintreptia, 125, 149
Siphonaptera, 37, 42, 44, 55, 141
Sirênios, 141
Sistema,
circulatório, 132, 136, 137
muscular, 136, 139
nervoso, 117, 136
Sistema geral de referência, 16, 17, 88, 95, 99
Socialidade, 23, 116, 141
Sphaeridae, 136
Sporozoa, 138
Strepsiptera, 139
Subfamília, 45, 46, 100, 106
Subordinação, 47, 74, 89, 90, 99-105, 108, 112, 150
Suínos, 137
Synneuridae, 137
Tagma, 137, 139, 141
Tagmatização, 23
Tapirídeos, 137
Tardigrada, 26, 126, 137, 140
Táxon,
(geral), 16, 27, 31-34, 42, 45, 46, 50, 55, 60, 61, 63, 65, 68, 74, 77, 88-94, 99, 101-106, 108-110, 112, 115, 117, 119, 127, 130, 140, 147-150
terminal, 24, 43, 46, 48, 50, 51, 60, 62, 74, 77, 129, 147
Tecido, 24, 34, 115, 132, 136
Teleósteos, 137
Telepodito, 139
Tênia, 136
Tetrapoda, 29, 32, 33, 93, 95, 96, 133, 138
Theria, 63, 138
Thraupis, 135
Tigre, 136
Tilapia, 135
Tipula, 135
Tipulidae, 23, 63, 136, 137
Tomate, 135
Topologia, 43, 45, 65, 66, 70, 79-82, 125-129, 131, 133, 141
Tórax,
(de insetos), 23, 37, 40, 42, 48, 53, 139, 141
(de vertebrados) 20
Trachaeophyta, 140
Transição, 103
Traquéias, 141
Triássico, 106-108
Tribo, 32, 45, 46, 89, 100, 106, 111, 112
Trichoptera, 137
Trocófora, 139
Trypanosoma, 115, 135
Trypanosomatidae, 115
Tubo digestivo, 27, 29, 137
"Turbellaria", 33
Undulipódio, 135, 137, 139
Vasos (circulatórios), 132
Veneno, 135-137
Ventosa, 135, 138
"Vermes", 27, 32
Vertebrata, 30-33, 35, 94, 95, 113, 139
Vértebras, 23-25, 29, 30, 50, 94, 135, 138
Vicariância, 15, 106, 107, 114, 147, 150
Virus, 24, 50, 115, 117, 138, 140
Vitamina C, 135
Viviparidade, 132, 138
"Volvocales", 138, 140
Xiphosura, 137
Zoologia, 24, 88, 91, 100, 114
Zoomastigina, 138
Wagner (algorítmo), 74, 80